

Zur Bedeutung von Stickstoff für den CO₂-Düngeeffekt

Inaugural Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
in den Naturwissenschaften
(Fachrichtung Biologie)
der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von

Jens Kattge

Mai 2002

Dekan: Prof. Dr. Jürgen Janek

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Gerd Esser

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Andreas Fangmeier

Tag der mündlichen Prüfung: 2.7.2002

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	7
1.1	Die Bedeutung des CO ₂ -Düngeeffektes	7
1.2	Einfluß von Stickstoff auf den CO ₂ -Düngeeffekt	10
1.3	Fragestellung der Arbeit	15
2	Systemanalyse	17
2.1	Stickstoffhaushalt der Pflanzen	17
2.2	Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen	19
2.3	Das gekoppelte System	23
2.4	Charakterisierung der untersuchten Prozesse	24
2.4.1	Aufnahme von Stickstoff	24
2.4.2	Allokation von Stickstoff	24
2.4.3	Allokation von Kohlenstoff	25
2.4.4	Regulation der Stomatakonduktanz	25
2.4.5	Photosynthese	29
2.4.6	Respiration	31
2.4.7	Übersicht	32
3	Stand des Wissens	33
3.1	Zustandsgrößen	33
3.1.1	Konzentration an löslichen Kohlenstoff-Verbindungen	33
3.1.2	Konzentration an löslichen Stickstoff-Verbindungen	35
3.2	Prozesse im Stickstoffhaushalt der Pflanzen	37
3.2.1	Fixierung	37
3.2.2	Aufnahme	38

3.2.3	Reduktion und Assimilation	39
3.2.4	Allokation	40
3.2.5	Zusammenfassung	42
3.2.6	Einfluß erhöhter CO ₂ -Konzentrationen	43
3.3	Prozesse im Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen	47
3.3.1	Regulation der Stomatakonduktanz	47
3.3.2	Photosynthese	52
3.3.3	Respiration	56
4	Material und Methoden	60
4.1	Beschreibung der Experimente	60
4.1.1	Versuchspflanzen	60
4.1.2	Experiment im Phytotron	62
4.1.3	Experiment auf der FACE-Anlage	69
4.2	Wirkungserhebungen	72
4.2.1	Trockengewicht	72
4.2.2	Konzentration und Menge an Stickstoff und Kohlenstoff	72
4.2.3	Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke	73
4.2.4	Gaswechsellmessungen	76
4.3	Berechnung der untersuchten Parameter	80
4.3.1	Aufnahme von Stickstoff	80
4.3.2	Allokation von Stickstoff	80
4.3.3	Allokation von Kohlenstoff	81
4.3.4	Regulation der Stomatakonduktanz	81
4.3.5	Photosynthese	82
4.3.6	Respiration	85
4.4	Auswertung der Ergebnisse	87

5	Ergebnisse	90
5.1	Zustandsgrößen	91
5.1.1	Stickstoffmenge	93
5.1.2	Trockengewicht	97
5.1.3	Kohlenhydratkonzentration	103
5.1.4	Stickstoffkonzentration	115
5.2	Ergebnisse der Prozeßstudien	123
5.2.1	Aufnahme von Stickstoff	125
5.2.2	Allokation von Stickstoff	131
5.2.3	Allokation von Kohlenstoff	139
5.2.4	Regulation der Stomatakonduktanz	140
5.2.5	Photosynthese	155
5.2.6	Respiration	171
6	Diskussion	183
6.1	Expositionsbedingungen	184
6.2	Zustandsgrößen	186
6.2.1	Stickstoffmenge	186
6.2.2	Trockengewicht	190
6.2.3	Kohlenhydratkonzentration	194
6.2.4	Stickstoffkonzentration	197
6.3	Prozeßstudien	201
6.3.1	Aufnahme von Stickstoff	202
6.3.2	Allokation von Stickstoff und Kohlenstoff	205
6.3.3	Regulation der Stomatakonduktanz	208
6.3.4	Photosynthese	212
6.3.5	Respiration	215
6.4	Bedeutung für den CO ₂ -Düngeeffekt	219
6.4.1	Das Niveau der aktuellen CO ₂ -Konzentration	219
6.4.2	Der Stickstoffhaushalt prägt den CO ₂ -Düngeeffekt	219
6.4.3	Bedeutung für die Berechnung des CO ₂ -Düngeeffektes	222

7 Zusammenfassung	224
A Symbole und Konventionen	228
B Anpassung des Stomatamodells an die Messungen	232
C Einfluß von CO₂ auf den Stickstoffhaushalt	237
D Berechnung der NPP in globalen Modellen	244
E Modell zur Bedeutung der Nährstoffverfügbarkeit	248
 Literaturverzeichnis	 261

Kapitel 1

Einleitung

Der Begriff „CO₂-Düngeeffekt“ beschreibt das verstärkte Wachstum von Pflanzen als Folge einer Zunahme der atmosphärischen CO₂-Konzentration. Dieses verstärkte Wachstum ist in erster Linie auf die CO₂-Abhängigkeit der Photosynthese zurückzuführen: bis zu einer CO₂-Konzentration über 1000 ppmV steigt die Photosynthese mit steigender CO₂-Konzentration (Farquhar und von Caemmerer, 1982).

1.1 Die Bedeutung des CO₂-Düngeeffektes

Durch den CO₂-Düngeeffekt wird ein Teil des CO₂, das durch menschliche Aktivitäten emittiert wird, in der Landbiosphäre festgelegt. Es trägt dann nicht zu einem weiteren Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration und den damit verbundenen Risiken für das Klima bei. Über das Ausmaß des CO₂-Düngeeffektes und über die Interaktion mit anderen Umwelteinflüssen, insbesondere Klimaänderungen und Verfügbarkeit von Mineralstoffen, herrscht allerdings noch große Unsicherheit (IPCC, 2001).

Im Laufe der Erdgeschichte schwankte die CO₂-Konzentration der Atmosphäre beträchtlich, mit Konzentrationspitzen um 7000 ppmV. Seit ca. 25 Mio. Jahren hielt sich die Konzentration allerdings ständig unter 350 ppmV (Pearson und Palmer, 2000). Die Rekonstruktion aus polaren Eiskernen zeigt, daß sie seit ca. 400 000 Jahren nur noch zwischen ca. 190 ppmV während der Höhepunkte der glazialen Kaltzeiten und ca. 280 ppmV während der Warmzeiten pendelte (Petit et al., 1999). Seit 12 000 Jahren verweilte die CO₂-Konzentration bei ca. 280 ppmV (Indermühle et al., 1999). Diese Konstanz impliziert, daß sich der globale Kohlenstoffkreislauf während dieser Phase in einem stationären Gleichgewicht befand (Heimann und Weber, 1999).

Seit Beginn der Industrialisierung um das Jahr 1800 ist ein annähernd exponentieller Anstieg der CO₂-Konzentration der Atmosphäre von 280 ppmV auf heute 370 ppmV zu verzeichnen (Siegenthaler et al., 1988; Etheridge et al., 1996; Keeling und Whorf, 2000). Dieser Anstieg ist überwiegend auf anthropogene Emissionen aus der Verbrennung fossiler Brennstoffe (Kohle, Erdöl, Erdgas) und Steigerung der Landnutzung zurückzuführen. Beim Übergang von natürlichen Ökosystemen zu landwirtschaftlich genutzter Anbaufläche wird in der Regel ein Großteil des in der Vegetation und im Boden gespeicherten Kohlenstoffes zu CO₂ oxidiert (IPCC, 2001).

Tabelle 1.1: Globale CO₂-Bilanz im Zeitraum 1980–89 und 1990–99 in Milliarden Tonnen Kohlenstoff pro Jahr (GtC a⁻¹), basierend auf den Trends der atmosphärischen CO₂- und O₂-Konzentration. Positive Werte bedeuten einen Fluß in die Atmosphäre; negative Werte einen Fluß aus der Atmosphäre heraus. Die angeführten Abweichungen sind Unsicherheiten, nicht jährliche Schwankungen. Jährliche Schwankungen sind erheblich größer (Prentice et al., 2001).

Globale Kohlenstoffbilanz	1980 – 89	1990 – 99
(1) Atmosphärische Zunahme	3.3±0.1	3.3±0.2
(2) Emissionen aus der Verbrennung fossiler Energieträger	5.4±0.3	6.3±0.4
(3) Nettofluß Ozean – Atmosphäre	–1.9±0.6	–1.7±0.5
(4) Nettofluß terrestrische Biosphäre – Atmosphäre	–0.2±0.7	–1.4±0.7
(5) Emissionen aus Änderungen der Landnutzung (u.a. Brandrodung in den Tropen)	1.7 (0.6 bis 2.5)	n.B.
(6) CO ₂ -Aufnahme durch nachwachsende Wälder in mittleren Breiten (aus Forststatistiken)	–0.5 (–1.0 bis 0.0)	n.B.
(7) CO ₂ -Aufnahme durch andere terrestrische Prozesse (CO ₂ -Düngeeffekt, N-Düngeeffekt, Klimaeffekte, ...) =(2)–((1)+(3)+(5)+(6))	–1.4 (–2.8 bis 0.3)	n.B.

Der Nettofluß zwischen terrestrischer Biosphäre und Atmosphäre (4) ist die Differenz aus Landnutzungsänderung (5), Nachwachsen der Wälder (6) und anderer Prozesse (7). Auf der Basis von Messungen der atmosphärischen CO₂- und O₂-Konzentration können diese Flüsse zwischen Biosphäre und Atmosphäre nicht auseinandergehalten werden. Der Austausch von terrestrischer Biosphäre und Atmosphäre für die Jahre 1980 bis 1989 wurde auf der Basis unabhängiger Messungen berechnet. Der Wert für das Nachwachsen der Wälder entstammt der Darstellung von Schimel et al. (1995). Für die Jahre 1990 bis 1999 stehen diese Daten noch nicht zur Verfügung (Prentice et al., 2001).

Der Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) hat eine Serie von Szenarien zu Energieverbrauch und Landnutzung entwickelt, die zu dem Ergebnis kommen, daß Energieverbrauch und Landnutzung in den nächsten 50 bis 100 Jahren weiterhin steigen werden, wobei nur das Ausmaß der Steigerung unsicher ist (IPCC, 2000a,b). Die damit einhergehende Steigerung der CO₂-Emission wird zu einer weiteren Zunahme der atmosphärischen CO₂-Konzentration führen und damit höchstwahrscheinlich zu einer Änderung des Erdklimas. Das zu erwartende Ausmaß der Klimaänderung hängt dabei entscheidend von der zukünftigen Entwicklung der atmosphärischen CO₂-Konzentration ab (IPCC, 2001).

Im Zeitraum von 1980 bis 1999 verblieben nur knapp ca. 45% der vom Menschen verursachten CO₂-Emissionen in der Atmosphäre, der Rest wurde durch die Ozeane und die terrestrische Biosphäre aufgenommen (siehe Tabelle 1.1: Punkt 1, 2, 3 und 4). Der zukünftige Verlauf der atmosphärischen CO₂-Konzentration hängt also in gleichem Maß von der Entwicklung der Emissionen wie von der Entwicklung der Senkenstärke von Ozean und terrestrischer Biosphäre für CO₂ ab.

Nachdem die Aufteilung der Senken zwischen Ozean und terrestrischer Biosphäre lange Zeit unklar war, ermöglichen Messung der atmosphärischen CO₂- und O₂-Konzentrationen heu-

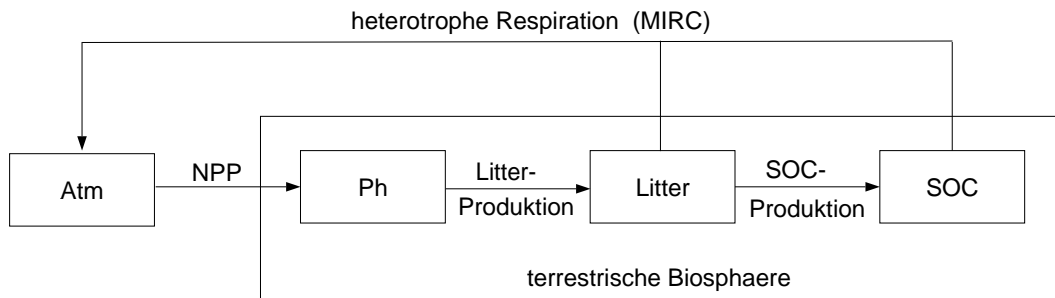


Abbildung 1.1: Stark vereinfachtes Schema der Kohlenstoffpools und -flüsse im System Atmosphäre–terrestrische Biosphäre, in Anlehnung an das High Resolution Biosphere Model (HRBM; Esser et al. (1994)). Die Kohlenstoffpools Atmosphäre (Atm), lebende Phytomasse (Ph), Bestandesabfall (Litter) und organischer Bodenkohlenstoff (SOC: soil organic carbon) sind als Rechtecke dargestellt. Die Kohlenstoffflüsse Nettoprimärproduktion (NPP), Litter-Produktion, SOC-Produktion und heterotrophe Respiration (MIRC) sind durch Pfeile charakterisiert. Der CO₂-Düngeeffekt wirkt auf den Fluß NPP. Die terrestrische Biosphäre wirkt als Senke für Kohlenstoff wenn die Summe der Pools aus lebender Phytomasse, Litter und SOC anwächst.

te eine Berechnung der Netto-Flüsse Atmosphäre–Ozean und Atmosphäre–terrestrische Biosphäre. Dabei zeigt sich, daß in den vergangenen 20 Jahren sowohl Ozean als auch terrestrische Biosphäre bedeutende Senken für CO₂ darstellten (Keeling et al., 1996; Prentice et al., 2001). In der CO₂-Bilanz stellt die terrestrische Biosphäre die größte Unsicherheit dar, da die Annahmen hinsichtlich der Zusammensetzung von Quellen und Senken innerhalb der terrestrischen Biosphäre noch ungenau sind (Tabelle 1.1: Punkt 5, 6 und 7).

Die terrestrische Biosphäre wirkte im Zeitraum von 1980 bis 1999 aus zwei unterschiedlichen Gründen als Senke für CO₂: zum einen wurden Wälder in den USA und in Europa weniger intensiv genutzt als in der Vergangenheit, so daß der Wald in diesen Gebieten nachgewachsen ist (Tabelle 1.1: Punkt 6), zum anderen wirkten sich veränderte Umweltbedingungen (unter anderem CO₂-Düngeeffekt, N-Düngeeffekt und Klimaeffekte) in der Summe positiv auf das Wachstum der Pflanzen aus (Tabelle 1.1: Punkt 7). Insgesamt wurde die Kohlenstoff-Aufnahme der terrestrischen Biosphäre durch diese Einflüsse auf etwa 1.9 Gt pro Jahr geschätzt (Tabelle 1.1: Punkt 6 und 7). Friedlingstein et al. (1995) schreiben 66–75% der gesamten Aufnahme durch die terrestrische Biosphäre dem CO₂-Düngeeffekt zu, ca. 1.3 Gt Kohlenstoff pro Jahr. Der CO₂-Düngeeffekt war also in den vergangenen 20 Jahren für die Bindung von etwa 25% der Emissionen aus der Verbrennung fossiler Energieträger in der terrestrischen Biosphäre verantwortlich und somit ein wichtiges Glied in der Kette der Prozesse, die den Anstieg der CO₂-Konzentration in der Atmosphäre beeinflussten.

Der CO₂-Düngeeffekt ist dabei nicht direkt mit einer Senkeneigenschaft der Biosphäre gleichzusetzen. Während der CO₂-Düngeeffekt das Pflanzenwachstum beschleunigt und somit auf den Kohlenstofffluß in die Biosphäre wirkt, ist die Biosphäre nur dann eine Senke, wenn ihre Kohlenstoffpools wachsen. Wie die Pools eines Systems reagieren, wird aber sowohl von den zuführenden als auch von den abführenden Flüssen bestimmt (siehe Abbildung 1.1):

$$\frac{d(\text{Ph} + \text{L} + \text{SOC})}{dt} = \text{NPP} - \text{MIRC}$$

Raich und Schlesinger (1992) erwarten, daß es nach einer einmaligen Steigerung der NPP 10 – 30 Jahre dauert, bis sich annähernd ein neues Fließgleichgewicht einstellt. Langlebige

Teile der Kohlenstoff-Pools im Boden reagieren wesentlich langsamer, haben aber keinen großen Einfluß auf die Senkeneigenschaft der Biosphäre. Es wird angenommen, daß eine kontinuierliche Steigerung der NPP ein kontinuierliches Anwachsen der biosphärischen Pools zur Folge hat (Taylor und Loyd, 1992; Friedlingstein et al., 1995; Thompson et al., 1996; Kicklighter et al., 1999).

Wie sich der CO₂-Düngeeffekt in Zukunft entwickeln wird und wieviel Kohlenstoff die terrestrische Biosphäre zusätzlich aufnehmen kann, hängt dabei von den Faktoren ab, die neben CO₂ das Pflanzenwachstum begrenzen und den Abbau der Biomasse bestimmen: Temperatur, Niederschlag, Licht und mineralische Nährstoffe, hierbei insbesondere Stickstoff (IPCC, 2001).

1.2 Einfluß von Stickstoff auf den CO₂-Düngeeffekt

Neben Kohlenstoff benötigen Pflanzen Sauerstoff, Wasserstoff und eine Reihe weiterer Elemente um zu wachsen. Die häufigsten dieser Elemente sind Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen.

Tabelle 1.2: Mittlere Konzentration an chemischen Elementen in der Phytomasse von Landpflanzen nach Angaben von Larcher (1994), Mengel (1991) und Ziegler et al. (1993). Angabe in mg g⁻¹ Trockengewicht.

C	420–500	N	12–75	K	1–68	Fe	0.002–0.7
O	440–500	P	0.1–12	Ca	0.4–13		
H	60–70	S	0.6–8.7	Mg	0.7–9		

Kohlenstoff können grüne Pflanzen im Rahmen der Photosynthese durch die Reduktion von CO₂ aus der Atmosphäre gewinnen. Sauerstoff und Wasserstoff stehen den Pflanzen durch Spaltung von Wasser im Rahmen der Photosynthese nahezu unbegrenzt zur Verfügung.

Stickstoff steht als molekularer Stickstoff (N₂) in der Atmosphäre ebenfalls in nahezu unbegrenzter Menge zur Verfügung: 10¹⁵–10¹⁶t gegenüber ca. 6·10⁹t in der Phytomasse (Hollmann und Wiberg, 1995; Esser, 1999). Jedoch ist die Aktivierungsenergie um die Bindung des molekularen Stickstoffes zu spalten so hoch, daß nur einige Gruppen von Mikroorganismen zur Nutzung von N₂ in der Lage sind. Die Pflanzen sind daher auf die Aufnahme von Stickstoff in Form NH₄⁺ und NO₃⁻ angewiesen. Diese Verbindungen stehen jedoch im Gegensatz zu N₂ nur begrenzt zur Verfügung (siehe Tabelle 1.3).

Indem die Elemente von Pflanzen aufgenommen und zu einem großen Teil in organische Verbindungen eingebaut werden gelangen sie in die Biosphäre. Innerhalb der Biosphäre werden diese Moleküle an Konsumenten und Destruenten weitergegeben. Dabei werden die organischen Moleküle durch Mineralisierung wieder in ihre Ausgangsverbindungen zerlegt. Der Kreislauf der Elemente ist damit in erster Näherung geschlossen. Allerdings existieren Prozesse zweiter Ordnung, die diese Kreisläufe teilweise öffnen (Esser, 1999).

In Abbildung 1.2 ist ein strukturelles Modell für den Kohlenstoff- und Stickstoffkreislauf der Biosphäre vorgestellt. In Tabelle 1.3 sind die Pools und Flüsse der beiden Kreisläufe in Anlehnung an Ergebnisse des High Resolution Biosphere Modells angegeben (Esser et al., 1994; Esser, 1999).

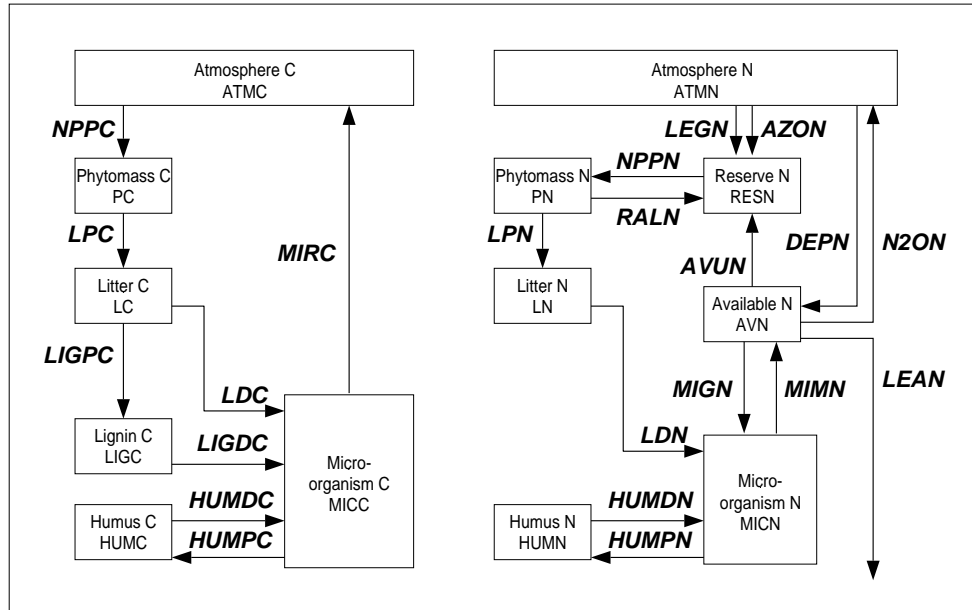


Abbildung 1.2: Struktur des Kohlenstoffkreislaufs (links) und des Stickstoffkreislaufs (rechts) im High Resolution Biosphere Model (HRBM). Die Zustandsvariablen (Pools) sind als Rechtecke, die Prozesse (Flüsse) als Pfeile dargestellt. Das Modell berechnet die Änderungen der Pools auf der Basis eines 0.5 Grad Rasters der Erdoberfläche (62483 Gitterelemente) und mit Zeitschritten von zwei Tagen. Die Symbole werden in Tabelle 1.3 erklärt; dort sind auch die globalen Summen der Pools und Flüsse angegeben (Esser et al., 1994; Esser, 1999).

Der Kohlenstoffkreislauf bildet dabei mit der Atmosphäre einen geschlossenen Kreislauf. Der Stickstoffkreislauf bildet einen nur nahezu geschlossenen Kreislauf aus Phytomasse, Litter, Mikroorganismen und verfügbarem Stickstoff (AVN). Aus dem Pool des verfügbaren Stickstoffes kann der Stickstoff durch den Fluß N_2O - und N_2 -Produktion (N_2ON) an die Atmosphäre abgegeben werden und mit dem Fluß Auswaschung (LEAN) ins Grund- oder Oberflächenwasser ausgewaschen werden. Stickstoffeintrag aus der Atmosphäre in den Kreislauf erfolgt durch N-Fixierung (LEGN und AZON) und Stickstoffdeposition (DEPN).

Der Stickstoffverlust aus dem biosphärischen Kreislauf durch Auswaschung ist im Vergleich zu den anderen offenen Flüssen groß, da Stickstoff in der Bodenlösung zu einem großen Teil als NO_3^- vorliegt. NO_3^- adsorbiert nur in geringem Maße an feste Bestandteile des Bodens und wird daher von durchfließendem Wasser leicht ausgewaschen (Scheffer et al., 1992). Die Stickstoffverluste durch N_2O - und N_2 -Produktion und Auswaschung haben zur Folge, daß der Pool des verfügbaren Stickstoffes (AVN) im Vergleich zu anderen Stickstoffpools der Biosphäre klein ist.

Da die Pflanzen neben Kohlenstoff auch Stickstoff zum Wachsen benötigen sind die Kreisläufe von Kohlenstoff und Mineralstoffen aneinander gekoppelt. Als Folge dieser Kopplung ist die NPP derzeit in weiten Bereichen der Erde durch die geringe Verfügbarkeit von Stickstoff begrenzt (Vitousek et al., 1997); in Gebieten der Tropen und Subtropen auch durch die Verfügbarkeit von Phosphor und Calcium (Matson et al., 1999).

Vor den Hintergrund dieser Kopplung muß eine Steigerung der NPPC durch den CO_2 -Düngeeffekt entweder mit einer Steigerung der NPPN oder einer Vergrößerung des Verhältnisses von NPPC zu NPPN, Stickstoffproduktivität genannt, verbunden sein.

Tabelle 1.3: Die wichtigsten Pools und Flüsse des Kohlenstoff- und Stickstoffkreislaufs der Biosphäre nach dem High Resolution Biosphere Model (HRBM) und ihre in Abbildung 1.2 verwendeten Symbole. Die Werte sind die globalen Summen der Pools sowie die globalen Jahressummen der Flüsse, angegeben in Gigatonnen (10^9 t) bzw. Gigatonnen pro Jahr (Esser, 1999).

	C-Haushalt		N-Haushalt	
1. Pools:				
Atmosphäre	ATMC	750	ATMN	> 10 ⁶
Phytomasse	PC	550	PN	6
			RESN	0.2
Litter	LC	80	LN	1
Lignin	LIGC	100	–	–
Humus	HUMC	1500	HUMN	105
Bodenorganismen	MICC	48	MICN	8
Pflanzenverfügbarer N	–	–	AVN	0.02
2. Flüsse:				
Nettoprimärproduktion	NPPC	50	NPPN	1
Bestandesabfall-Produktion	LPC	50	LPN	0.8
Bestandesabfall-Abbau	LDC	35	LDN	0.8
Ligninproduktion	LIGPC	15	–	–
Ligninabbau	LIGDC	15	–	–
Humusproduktion	HUMPC	3	HUMPN	0.2
Humusabbau	HUMDC	3	HUMDN	0.2
Organismen-Atmung	MIRC	50	–	–
Mortalität	–	–	MIMN	0.85
Mineral-N-Aufnahme	–	–	MIGN	0.05
Aufnahme durch Pflanzen	–	–	AVUN	0.8
Re-Allokation aus Blättern	–	–	RALN	0.13
3. Offene Flüsse:				
N Fixierung, symbiontisch	–	–	LEGN	0.06
N Fixierung, freilebend	–	–	AZON	0.01
Deposition	–	–	DEPN	0.02
Mineraldüngung	–	–	FERN	0.08
organ. Düngung	ORGC	0.5	ORGN	0.1
N ₂ O- und N ₂ -Produktion	–	–	N2ON	–0.01
Auswaschung	–	–	LEAN	–0.1

Steigerung der NPPN

Eine Steigerung der NPPN ist mit einer Steigerung der Stickstoffaufnahme (AVUN) aus dem Pool des verfügbaren Stickstoffes in der Bodenlösung (AVN) und/oder Steigerung der Fixierung aus der Atmosphäre (LEGN und AZON) verbunden.

Die Pflanzen können die Stickstoffaufnahme aus der Bodenlösung steigern, wenn entweder der Pool des verfügbaren Stickstoffes anwächst, oder die Pflanzen bei unverändertem Pool des verfügbaren Stickstoffes mehr Stickstoff aufnehmen, indem sie eine höhere Aufnahme-effizienz entwickeln.

Der Pool des verfügbaren Stickstoffes kann sich erhöhen, indem Stickstoff von außen in die Biosphäre eingetragen wird, oder indem Stickstoff aus vorhandenen Pools im System durch den Abbau der Vorräten, insbesondere Humus (HUMN), umverteilt wird. Der Eintrag von Stickstoff in die Biosphäre kann durch Deposition von Stickoxiden, durch Düngung oder durch Fixierung von atmosphärischem Stickstoff erfolgen.

Deposition: Von vielen Wissenschaftlern wird angenommen, daß die Deposition von anthropogenen Stickoxiden in den vergangenen Jahren im Zusammenhang mit dem CO₂-Düngeeffekt das Wachstum der nördlichen gemäßigten und borealen Wälder gesteigert hat, wodurch die Biosphäre dort zu einer starken Senke für CO₂ wurde (Cannell und Thornley, 1998; Esser, 1999; Lloyd, 1999). Würde die anthropogene Stickstoff-Deposition vollständig zur Produktion von Biomasse umgesetzt werden, so ergäbe sich derzeit eine zusätzliche jährliche NPP von 0.8 Gt, die überwiegend auf der nördlich Hemisphäre auftritt. Wegen der Stickstoffverluste wird der tatsächliche Wert wahrscheinlich nur bei 0.2–0.4 Gt a⁻¹ liegen (Esser, 1999).

Düngung: Die gezielte Düngung bleibt auf landwirtschaftliche Flächen beschränkt und kann, zusammen mit dem CO₂-Düngeeffekt, den Ertrag steigern (Fangmeier et al., 1996; Amthor, 2001). Ob dadurch eine Kohlenstoff-Senke induziert wird hängt entscheidend von den Kulturmethoden ab (Esser, 1999).

Fixierung: Unter erhöhten CO₂-Konzentrationen wurde in vielen, aber nicht allen, Studien an Einzelpflanzen eine Steigerung der symbiontischen Fixierung von atmosphärischem Stickstoff beobachtet (Cabrerizo et al., 2001; Hungate et al., 1999; Luscher et al., 2000; Schortemeyer et al., 1999). In Experimenten mit FACE-Systemen (Free Air Carbon Enrichment) an natürlichen Standorten trat dieser Effekt allerdings nicht oder nur in geringem Maße auf. Eine Steigerung der Stickstoffmengen in der Biosphäre durch zusätzliche Fixierung unter erhöhtem CO₂ wurde in diesen Studien bislang nicht beobachtet (Arnone, 1999; Dakora und Drake, 2000; Matamala und Drake, 1999).

Umverteilung: Humus (HUMN) stellt mit ca. 105 Gt den größten Vorrat an Stickstoff in der Biosphäre dar. Durch Änderung von Klima und Landnutzung ist ein verstärkter Abbau von Humus und damit eine Verringerung der Humusmenge in der Zukunft durchaus möglich (Esser, 1999). Mit einem Abbau der Humus-Vorräte kann sich die Biosphäre sowohl als Kohlenstoff-Quelle als auch als Kohlenstoff-Senke verhalten (Rastetter et al., 1991). Bei einem Abbau der Humusvorräte wird Kohlenstoff (HUMC) in die Atmosphäre freigesetzt, Stickstoff (HUMN) gelangt zunächst in den Pool des verfügbaren Stickstoffes. Wird dieser Stickstoff von Pflanzen aufgenommen, so wird in der Summe mehr Kohlenstoff gebunden als freigesetzt, da das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff im Humus in etwa 14 zu 1 beträgt, in der Phytomasse dagegen fast 90 zu 1 (siehe Tabelle 1.3). Wird der Stickstoff ausgewaschen (LEAN), so verbleibt die bei dem Abbau des Humus freigesetzte Kohlenstoffmenge in der Atmosphäre. Die Bilanz aus einer Änderung des Humus-Pools, der Auswaschung von Stickstoff und Pflanzenwachstum ist im Moment noch nicht einzuschätzen (Esser, 1999).

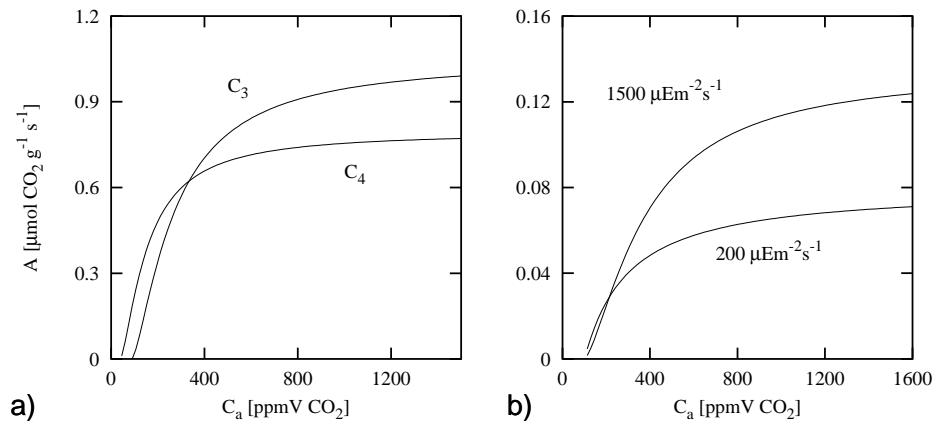


Abbildung 1.3: Schematische Darstellung der Assimilationsrate (A) als Funktion der atmosphärischen CO_2 -Konzentration (C_a). a) Vergleich von *Chenopodium album* (C_3) und *Amaranthus retroflexus* (C_4). b) Vergleich der Photosynthese bei Lichtsättigung ($1500 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und bei geringer Lichtstärke ($200 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) bei *Quercus ilex*. Die deutlich höheren Assimilationsraten in a) sind auf höhere Stickstoffgehalte der Kräuter zurückzuführen. Die Abbildungen sind in Anlehnung an Taiz und Zeiger (1991) erstellt und an eigene Messungen angepaßt.

Steigerung der Aufnahmeeffizienz: Bei konstantem Pool an verfügbarem Stickstoff wird in Experimenten oft eine Steigerung der Stickstoff-Aufnahme unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen beobachtet. Häufig wird ein verstärktes Wurzelwachstum beobachtet (Griffin et al., 1995; BassiriRad et al., 2001). Eine Steigerung der Stickstoffaufnahme pro Wurzelbiomasse wurde in manchen Experimenten unter erhöhter CO_2 -Konzentration beobachtet, scheint aber nicht durchgehend aufzutreten (BassiriRad et al., 2001). In Ökosystemen ist der Pool an verfügbarem Stickstoff nicht konstant. Eine Steigerung der Stickstoff-Aufnahme durch die Pflanzen konnte in Modellen zu einer Verringerung des Pools an verfügbarem Stickstoff führen und somit zu einer starken Einschränkung der weiteren Stickstoff-Aufnahme (McMurtrie et al., 2000). Diese Änderungen können sich auf eine ganze Reihe von Prozessen auswirken, die unter anderem den Pool des verfügbaren Stickstoffes beeinflussen, so daß langfristige Effekte auf der Ebene von Ökosystemen nur schwer abzuschätzen sind (Rastetter et al., 1991; Thornley, 1996; Cannell und Thornley, 1998; Körner, 2000; McMurtrie et al., 2000).

Steigerung der Stickstoffproduktivität

Die Angaben in Tabelle 1.2 erwecken den Anschein, daß die Mineralstoffkonzentration in der Phytomasse in weiten Bereichen variabel sei. Eine genauere Betrachtung zeigt jedoch, daß die Konzentrationen an Mineralstoffen für bestimmte Pflanzenarten und -familien sehr charakteristisch sein können. Zwischen verschiedenen Pflanzenarten unterscheiden sich die typischen Mineralstoffkonzentrationen, wobei die Unterschiede insgesamt zwischen den Familien größer sind als zwischen verschiedenen Arten innerhalb einer Familie (Esser, 1999). Innerhalb einer Pflanze ist die Stickstoffkonzentration zwischen den verschiedenen Geweben sehr unterschiedlich: Blätter 1 bis 4%, Holz um 0.2% (Larcher, 1994; Rastetter et al., 1991).

Innerhalb der Schwankungsbreite einer Art wird die Konzentration an Mineralstoffen durch das Alter der Pflanze und das Nährstoffangebot am Standort bestimmt (Larcher, 1994). Ingestad und Lund (1986) bzw. Ingestad und Ågren (1988) konnten an Experimenten, auf-

bauend auf mathematischen Modellen des Mineralstoffhaushaltes, zeigen, daß insbesondere Stickstoff, Phosphor und Schwefel das Pflanzenwachstum in ähnlicher Weise limitieren wie Kohlenstoff. Nach ihrer Theorie bestimmt die von den Pflanzen aufgenommene Menge an Mineralstoffen die Menge an Kohlenstoff, die die Pflanzen im Rahmen des Wachstums einbauen (Ingestad und Ågren, 1995). In Experimenten mit gleichem Ansatz zeigte sich, daß Pflanzen bei Wachstum unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen eine größere Menge an Kohlenstoff pro Stickstoff aufnehmen und somit eine erhöhte Stickstoffproduktivität aufwiesen (Farage et al., 1998; Pettersson et al., 1993).

Die Ursache für die höhere Stickstoffproduktivität bei höherer CO_2 -Konzentration ist in der Steigerung der Carboxylierungsrate (bei gleichzeitiger Reduktion der Oxygenierungsrate) am Enzym Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) zu sehen. Insgesamt steigt die Assimilationsrate von Pflanzen mit C_3 -Stoffwechsel bei lichtgesättigten Bedingungen bis zu CO_2 -Konzentrationen von über 1000 ppmV an (Taiz und Zeiger (1991); Makino und Mae (1999); siehe auch Abbildung 1.3).

Pflanzen weisen also bei gleicher Menge an Rubisco unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen höhere Assimilationsraten auf als unter geringeren CO_2 -Konzentrationen. Um die gleiche Produktion an Kohlenstoffassimilaten zu erreichen benötigen sie weniger Rubisco und müssen damit weniger Stickstoff in Rubisco investieren. Mit dem Rückgang der Oxygenierungsrate werden darüber hinaus geringere Mengen an Enzymen für die Reaktionen der Photorespiration benötigt (Fangmeier und Jäger, 2001).

Die Pflanzen können somit unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen den Stickstoff, der in den Reaktionen der Photosynthese und Photorespiration nicht mehr benötigt wird, in andere Enzyme und Organe investieren. Da die Stickstoffkonzentration der verschiedenen Organe sehr unterschiedlich ist, kann eine Verschiebung der Anteile der Organe an der gesamten Pflanze einen deutlichen Einfluß auf die Kohlenstoffbindung in der Phytomasse haben (Rastetter et al., 1991).

1.3 Fragestellung der Arbeit

Die Bedeutung der Biosphäre als Senke für CO_2 ist erkannt und führt im Rahmen internationaler Bemühungen um den Klimaschutz zu Auseinandersetzungen auf politischer Ebene, da die Senkenstärke der Biosphäre bislang schwer einzuschätzen ist. Große Anstrengungen werden unternommen, um die Senkenstärke der Biosphäre sowohl global als auch regional anhand von Modellen genauer zu quantifizieren.

Die Steigerung der CO_2 -Konzentration der Atmosphäre und auch die Änderung von Temperatur und Niederschlag wirken primär auf die Prozesse in den Stoffhaushalten der Pflanzen. Um diese Einflüsse wiedergeben zu können, wird die NPP in neu entwickelten Modellen für den Kohlenstoffhaushalt der Biosphäre in zunehmendem Maße auf Basis der grundlegenden Prozesse berechnet (siehe Anhang D).

In diesem Zusammenhang bekommt die Frage Bedeutung, ob sich die Parameter anhand derer die Prozesse in den Modellen berechnet werden durch langfristiges Wachstum in erhöhter CO_2 -Konzentration verändern (Medlyn et al., 1999).

Die Reaktion der Pflanzen ist in weiten Bereichen durch ihr inneres Gleichgewicht zwischen löslichen Kohlenstoff-Assimilaten und stickstoffhaltigen Verbindungen (Stickstoffstatus) geprägt. Dieses Gleichgewicht kann durch eine Veränderung der CO_2 -Konzentration beeinflusst werden (Stitt und Krapp, 1999).

Der Stickstoffstatus wird dabei in ähnlicher Weise durch eine Erhöhung der CO₂-Konzentration, wie durch eine geringe Stickstoffverfügbarkeit beeinflusst: beides führt zu einer relativen Steigerung der Konzentration an Kohlenstoff-Assimilaten gegenüber der Konzentration an löslichen Stickstoffverbindungen. Die Reaktion der Pflanzen auf erhöhte CO₂-Konzentrationen ähnelt daher in weiten Bereichen der Reaktion auf geringere Stickstoff-Verfügbarkeit (Stitt und Krapp, 1999).

Wachstum in erhöhter CO₂-Konzentration hat gegenüber Wachstum bei geringerer CO₂-Konzentration häufig folgende Konsequenzen: die Konzentration an Stickstoff im Gewebe ist geringer (Hocking und Meyer, 1991; Billes et al., 1993; Schenk et al., 1995; Vivin et al., 1996; van Ginkel et al., 1997; Entry et al., 1998; Zak et al., 2000), die Pflanzen speichern mehr Stärke (Stitt, 1991; Poorter et al., 1997; Tissue et al., 1997; Körner et al., 1997), sie verstärken das Wurzelwachstum und damit die Aufnahme an Nährstoffen (Griffin et al., 1995; BassiriRad et al., 2001), sie reduzieren die Produktion an Enzymen der Photosynthese und damit die Photosyntheseraten (Stitt, 1991) oder zeigen verstärktes Wachstum mineralstoff- armer Organe (Hocking und Meyer, 1991).

In weiten Bereichen gleiche Anpassungen werden auch beobachtet, wenn Pflanzen bei reduziertem Stickstoffangebot wachsen: geringere Konzentration an Stickstoff im Gewebe (Mengel, 1991; Scheible et al., 1997b,a), höhere Konzentration an Stärke (Waring et al., 1985; Paul und Driscoll, 1997; Scheible et al., 1997a), verstärktes Wurzelwachstum (Brouwer, 1962), verstärktes Wachstum mineralstoffarmer, kohlenhydratreicher Organe (Mengel, 1991).

In Experimenten, die die langfristige Anpassung von Prozessen im Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen an erhöhte CO₂-Konzentrationen untersuchen, ist es daher notwendig die Einflüsse der veränderten CO₂-Konzentration und der induzierten Änderung des Stickstoffhaushaltes zu trennen (Ågren, 1996).

In dieser Arbeit will ich unter diesem Gesichtspunkt folgende Prozesse untersuchen:

- Aufnahme von Stickstoff
- Allokation von Stickstoff
- Allokation von Kohlenstoff
- Regulation der Stomatakonduktanz
- Photosynthese
- Respiration

Es soll die Frage beantwortet werden, ob sich die Parameter, anhand derer die Prozesse berechnet werden, durch langfristiges Wachstum in erhöhter CO₂-Konzentration verändern, wenn der Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf den Stickstoffstatus der Pflanzen berücksichtigt wird.

Kapitel 2

Systemanalyse

Im Rahmen einer kurzen Systemanalyse werden die untersuchten Prozesse anhand von einfachen strukturellen Modellen in den Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen eingeordnet. Dabei zeigt sich, wie in dieser Modellvorstellung die Haushalte von Stickstoff und Kohlenstoff verknüpft sind.

Die strukturellen Modelle sind in ihrem Aufbau dem Bereich Pflanze in dem von Rastetter et al. (1991) publizierten Modell zum Stickstoff- und Kohlenstoff-Kreislauf in Ökosystemen ähnlich. Sie können auch als Modul „Pflanze“ im HRBM (siehe Abbildung 1.2: Phytomasse-N, Reserve-N und Phytomasse-C) aufgefaßt werden.

Da anhand der Modelle physiologische Prozesse innerhalb der einzelnen Pflanze untersucht werden sollen, sind sie auf die einzelne Pflanze bezogen und enthalten keinen Einfluß des Bestandes oder der Vegetation.

Anschließend werden die untersuchten Prozesse charakterisiert indem die Modelle vorgestellt und die Koeffizienten bestimmt werden mit deren Hilfe die Anpassung der Prozesse an den Stickstoffstatus der Pflanzen und die CO_2 -Konzentration der Atmosphäre untersucht wird.

2.1 Stickstoffhaushalt der Pflanzen

In Abbildung 2.1 ist das Strukturdiagramm für den Stickstoffhaushalt der Pflanzen dargestellt. Die Stickstoffpools sind durch Rechtecke, die Stickstoffflüsse durch Pfeile symbolisiert. Bedeutung und Dimension der Variablen sind in Tabelle 2.2 zusammengefaßt. In Tabelle 2.1 ist angegeben, aus welchen Größen die Flüsse im Stickstoffhaushalt der Pflanzen berechnet werden.

Die zentralen Pools in diesem Modell für den Stickstoffhaushalt der Pflanzen sind die Pools der mobilen anorganischen (ANORGN) und organischen (MN) Stickstoffverbindungen. Der Pool des mobilen anorganischen Stickstoffes besteht überwiegend aus NO_3^- . Er enthält nur in geringen Mengen NH_3 , da NH_3 in höheren Konzentrationen für Pflanzen giftig ist. Der mobile organische Stickstoff besteht überwiegend aus Aminosäuren. Diese Verbindungen sind innerhalb der Pflanze in den verschiedenen Organen mobil (Larcher, 1994; Touraine et al., 1994). Auf eine getrennte Darstellung der einzelnen Organe habe ich in der Abbildung verzichtet, sie verbergen sich hinter den Fraktionen des Struktur Stickstoffes (STN).

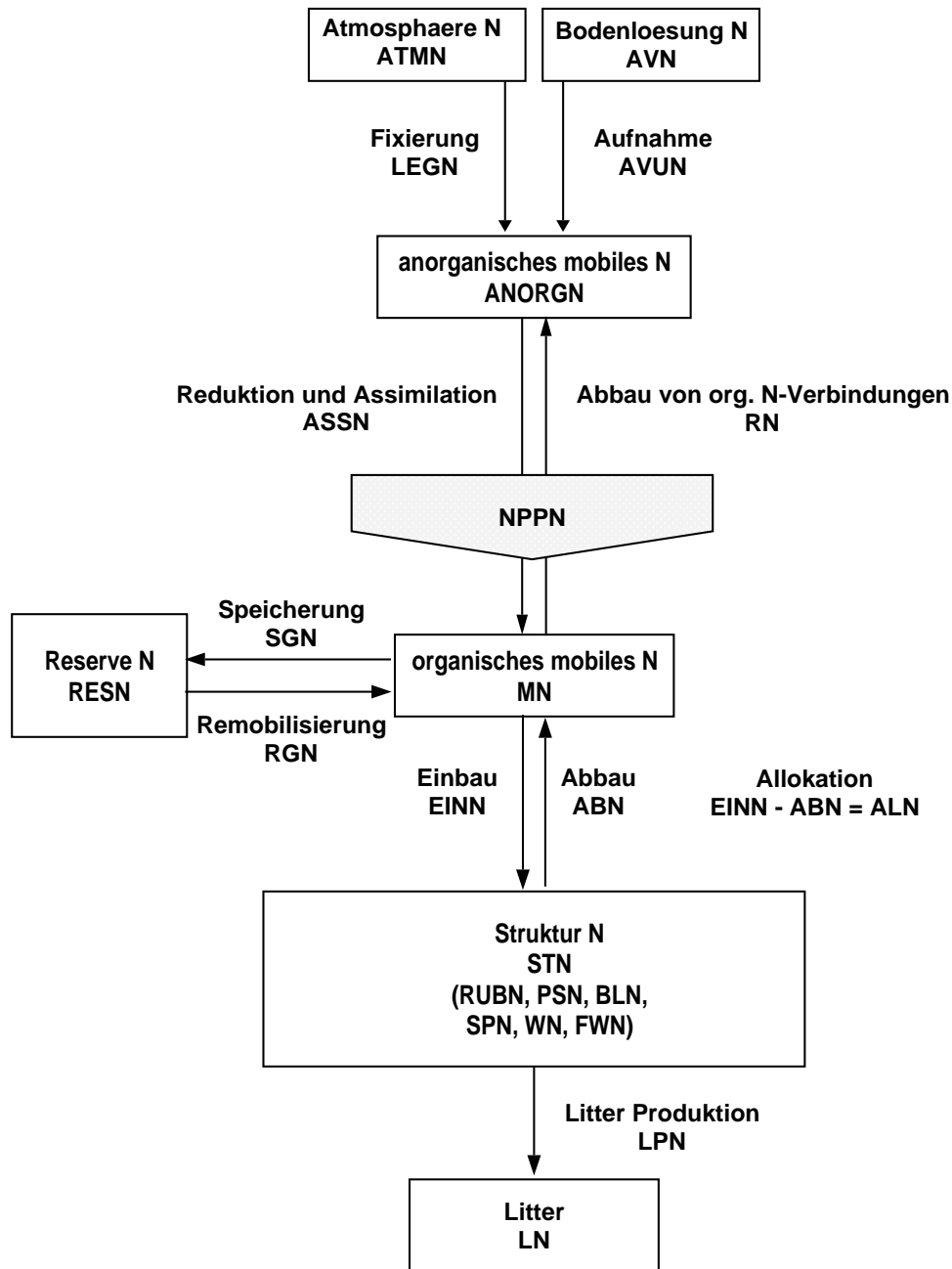


Abbildung 2.1: Konzeptionelles Modell für den Stickstoffhaushalt der Pflanzen. Pools sind als Rechtecke dargestellt, Flüsse als Pfeile.

Durch Fixierung und Aufnahme aus der Bodenlösung gelangt Stickstoff zunächst in Form von NO_3^- und NH_3 in den Pool des mobilen anorganischen Stickstoffes. NO_3^- wird zu NH_3 reduziert. Durch die Bindung von NH_3 an organische Verbindungen wird der Stickstoff assimiliert und gelangt in den Pool des organischen mobilen Stickstoffes. Durch Abspaltung der Aminogruppen von den organischen Verbindungen, z.B. im Rahmen der Photorespiration, kann Stickstoff wieder als NH_3 in den Pool ANORGN überführt werden, wird dann aber sofort wieder assimiliert.

Tabelle 2.1: Flüsse im Stickstoffhaushalt der Pflanzen, die Größen, aus denen sie berechnet werden und Quellen für weitere Informationen. Pools aus dem Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen die als Regelgrößen im Stickstoffhaushalt wirken sind unterstrichen dargestellt.

Fluß	Berechnung aus:	Quelle
Fixierung (LEGN, AZON)	fixierende Mikroorganismen, MN, <u>MC</u> , Temperatur	Lea (1997) Swaraj et al. (2001)
Aufnahme (AVUN)	AVN, FWN, MN, <u>MC</u> und Temperatur	Rastetter et al. (1991) BassiriRad et al. (2001) Forde (2000) Howitt und Udvardi (2000)
Reduktion, Assimilation (NPPN)	RESN, MN, <u>MC</u> und Temperatur	Stitt und Krapp (1999) Klein et al. (2000) Muller et al. (2001) Matt et al. (2001)
Speicherung, Remobilisierung	MN, <u>MC</u>	Stitt und Krapp (1999)
Allokation	RESN, MN, <u>MC</u>	Reynolds und Thornley (1982) Johnson (1985) Rastetter et al. (1991) Thornley (1998) Stitt und Krapp (1999)

Um den organischen mobilen Stickstoff konkurrieren die Prozesse, die den Stickstoff in die verschiedenen Pools der Pflanze einbauen (Allokation, Speicherung). Die Stickstoffpools sind hierbei aufgeteilt in Rubisco (RUBN), Photosystem (PSN), sonstiger Stickstoff im Blatt (BLN), Sproß (SPN), Wurzel (WN), Feinwurzel (FWN) und Reserve-Stickstoff (RESN).

Die Flüsse Fixierung, Aufnahme und Allokation sind bestimmend für das Pflanzenwachstum. Fixierung und Aufnahme limitieren den Zuwachs an Stickstoff in der Pflanze, die Allokation entscheidet, ob Stickstoff für weiteren Stickstoff-Zuwachs (Allokation in FWN) oder für die Assimilation von Kohlenstoff (Allokation in RUBN und PSN) eingesetzt wird. Über den Fluß Litter Produktion wird Stickstoff von der Pflanze wieder abgegeben.

Im Rahmen der Arbeit sollen folgende Prozesse untersucht werden:

- Aufnahme von Stickstoff
- Allokation von Stickstoff

2.2 Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen

In Abbildung 2.2 ist das strukturelle Modell zum Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen dargestellt. Die Pools sind durch Rechtecke, die Flüsse durch Pfeile symbolisiert. Bedeutung und Dimension der Variablen sind in Tabelle 2.2 zusammengefaßt. In Tabelle 2.3 ist angegeben, aus welchen Größen die Flüsse im Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen berechnet werden.

Tabelle 2.2: Pools und Flüsse im Modell für den Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen. Die Pflanzen nehmen Kohlenstoff und Stickstoff in anorganischer Form auf, so daß innerhalb der Pflanzen anorganische Stickstoff- und Kohlenstoffpools existieren

	N-Haushalt		C-Haushalt	
1. Pools außerhalb der Pflanzen:				
Atmosphäre	ATMN	g	ATMC	g
Bodenlösung: verfügbares N, mobiles org. C	AVN	g	MBC	g
2. Pools innerhalb der Pflanzen:				
anorganische Verbindungen innerhalb der Pflanze	ANORGN	g	ANORGC	g
organische mobile Verbindungen	MN	g	MC	g
Reserve-Verbindungen	RESN	g	RESC	g
Summe der strukturbildenden Verbindungen	STN	g	STC	g
Rubisco	RUBN	g	RUBC	g
Photosysteme	PSN	g	PSC	g
Blatt (sonstige Struktur)	BLN	g	BLC	g
Blatt (gesamt)	BLN _{ges}	g	BLC _{ges}	g
Sproß	SPN	g	SPC	g
Wurzel	WN	g	WC	g
Feinwurzel	FWN	g	FWC	g
3. Flüsse zwischen Umwelt und organischer Phytomasse der Pflanzen:				
Fixierung von N ₂ durch Symbionten	LEGN	g s ⁻¹		
Aufnahme von N aus der Bodenlösung	AVUN	g s ⁻¹		
Aufnahme von C durch die Stomata			STUC	g s ⁻¹
Assimilation	ASSN	g s ⁻¹	ASSC	g s ⁻¹
Dissimilation (Respiration, bzw. Abbau org. N)	RN	g s ⁻¹	RC	g s ⁻¹
Respiration im Blatt			RBLC	g s ⁻¹
Assimilation minus Dissimilation	NPPN	g s ⁻¹	NPPC	g s ⁻¹
Abgabe von C durch die Stomata			STAC	g s ⁻¹
Abgabe von MC in die Bodenlösung			EXSC	g s ⁻¹
Litter-Produktion	LPN	g s ⁻¹	LPC	g s ⁻¹
4. Flüsse innerhalb der organischen Phytomasse der Pflanzen:				
Speicherung	SGN	g s ⁻¹	SGC	g s ⁻¹
Remobilisierung	RGN	g s ⁻¹	RGC	g s ⁻¹
Einbau in Struktur	EINN	g s ⁻¹	EINC	g s ⁻¹
Abbau von Struktur	ABN	g s ⁻¹	ABC	g s ⁻¹
Differenz aus Ein- und Abbau: Allokation	ALN	g s ⁻¹	ALC	g s ⁻¹

Die zentralen Pools in diesem Modell für den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen sind der anorganische Kohlenstoff (ANORGC) und der organische mobile Kohlenstoff (MC), bestehend aus löslichen Kohlenhydraten und Carbonsäuren. Diese Verbindungen sind, wie die löslichen Stickstoffverbindungen, innerhalb der Pflanze mobil (Larcher, 1994; Touraine et al., 1994). In der Abbildung habe ich wiederum auf eine getrennte Darstellung der einzelnen Organe für den Struktur-Kohlenstoff (STC) und den Transport des mobilen Kohlenstoffes in die einzelnen Organe verzichtet, um die Übersichtlichkeit des Modells zu erhalten.

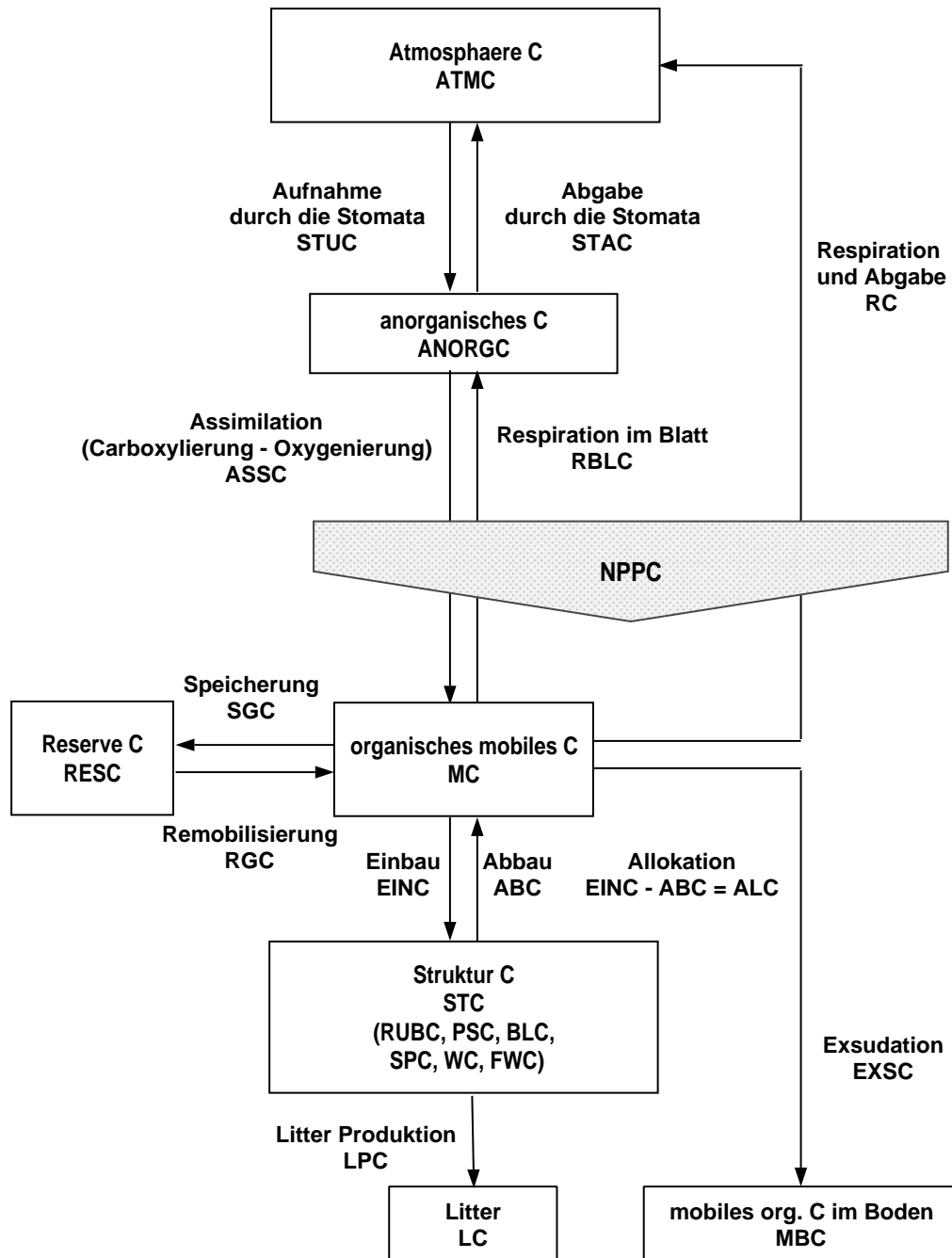


Abbildung 2.2: Konzeptionelles Modell für den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen. Pools sind durch Rechtecke, Flüsse durch Pfeile dargestellt.

CO₂ gelangt durch die Stomata in den Pool des anorganischen Kohlenstoffes. Aus dem Pool ANORGC wird Kohlenstoff durch Assimilation (ASSC) in den Pool des organischen mobilen Kohlenstoffes (MC) aufgenommen. Die Größe des Pools ANORGC wird durch die CO₂-Konzentration der Atmosphäre, die Leitfähigkeit der Stomata, durch Respiration im Blatt und Assimilation bestimmt. Gleichzeitig bestimmt die Größe des Pools ANORGC den Fluß Assimilation.

Um den organischen mobilen Kohlenstoff (MC) konkurrieren verschiedene Prozesse: Ein-

Tabelle 2.3: Flüsse im Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen; die Größen, von denen sie abhängen und Quellen für weitere Informationen. Pools aus dem Stickstoffhaushalt der Pflanzen die als Regelgrößen im Kohlenstoffhaushalt wirken sind unterstrichen dargestellt.

Fluß	Berechnung aus:	Quelle
Aufnahme, Abgabe	C_i , C_a , Blattfläche, Stomatakonduktanz	Ball (1987) Hoffstadt (2000) Esser und Hoffstadt (2000)
Assimilation	C_i , O_2 , Strahlung, Temperatur, <u>RubN</u> , <u>PSN</u>	Farquhar und von Caemmerer (1982) Paul und Driscoll (1997) Griffin et al. (2000)
Respiration	MC, <u>PN</u> , Temperatur, Exsudation, Speicherung, Remobilisierung und Allokation von C und N, Fixierung, Aufnahme, Reduktion und Assimilation von N	Cannell und Thornley (2000) Amthor (1994)
Speicherung, Remobilisierung	MC, <u>MN</u> , <u>RESN</u>	Stitt und Krapp (1999)
Allokation	MC, <u>MN</u> , <u>RESN</u>	Reynolds und Thornley (1982) Johnson (1985) Thornley (1998) Stitt und Krapp (1999)
Exsudation	MC, <u>MN</u>	Farrar und Jones (2000)

bau zu Struktur-Kohlenstoff in die verschiedenen Organe bzw. Rubisco (RUBC) und Photosysteme (PSC), Speicherung als Reservekohlenstoff, Abbau durch oxidative Decarboxylierung (Respiration) oder Abgabe an den Boden (Exsudation).

Die Respiration im Blatt wird getrennt behandelt, da das CO_2 , das dabei in die Interzellularen abgegeben wird, direkt wieder assimiliert werden kann. Mit dem Fluß Litter Produktion wird Kohlenstoff aus dem Pool des Struktur Kohlenstoffes an den Boden abgegeben.

Im Rahmen der Arbeit werden die Prozesse untersucht, die folgenden Flüsse zugrunde liegen:

- Aufnahme und Abgabe von CO_2 durch die Stomata
- Assimilation von Kohlenstoff
- Allokation von Kohlenstoff
- Respiration

2.3 Das gekoppelte System

Die wesentlichen Regelgrößen im Modell für den Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen sind die Pools (Zustandsgrößen) der löslichen und somit mobilen Verbindungen: mobiler anorganischer Stickstoff (ANORGN), mobiler organischer Stickstoff (MN) und mobiler Kohlenstoff (MC). Im Modell sind die Haushalte von Stickstoff und Kohlenstoff gekoppelt, indem die Pools des einen Systems Regelgrößen im jeweils anderen System darstellen (Tabelle 2.1 und 2.3).

Die Regulation des Systems „Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanze“ soll hier skizziert werden. Die physiologischen Hintergründe werden ausführlich in Kapitel 3 „Stand des Wissens“ dargestellt.

Die Größe der Pools der mobilen Stickstoff- und Kohlenstoff-Verbindungen und vor allem ihr Verhältnis zueinander wird als Stickstoffstatus der Pflanze bezeichnet und bestimmt die Prozesse N-Fixierung, N-Aufnahme, N-Assimilation und Allokation von Stickstoff in die verschiedenen Pools. Die Pools Rubisco N (RUBN) und Photosystem N (PSN) haben einen besonders großen Einfluß auf den Kohlenstoffhaushalt, da sie direkt den Fluß Kohlenstoff-Assimilation bestimmen.

Die Pools der löslichen Verbindungen beeinflussen sich gegenseitig, da für die Assimilation von Stickstoff Kohlenstoffgerüste und für die Allokation von Kohlenstoff Stickstoff notwendig ist.

Ist der Pool der mobilen Kohlenstoffverbindungen groß, so stehen ausreichend Kohlenstoffverbindungen für die Assimilation und Allokation von Stickstoff zur Verfügung. Dadurch werden die Pools der mobilen Stickstoffverbindungen klein.

Sind die Pools der löslichen Stickstoffverbindungen groß, so stehen ausreichend Stickstoffverbindungen zur Verfügung um Kohlenstoff aus dem Pool der mobilen Kohlenstoffverbindungen in die Pools der Strukturkohlenstoffe einzubauen, der Pool des mobilen Kohlenstoffes wird dann klein.

Ausgeglichen werden die Verhältnisse der löslichen Verbindungen, indem bei wenig löslichen Stickstoffverbindungen (und viel löslichen Kohlenstoffverbindungen) das Wachstum der Wurzeln und Feinwurzeln stimuliert wird, was die Aufnahme von Stickstoff aus der Bodenlösung begünstigt. Gleichzeitig wird die Expression der Rubisco unterdrückt, wodurch die Assimilation von weiterem Kohlenstoff gedrosselt wird.

Sind die Pools der mobilen Stickstoffverbindungen groß im Verhältnis zum mobilen Kohlenstoff, wird das Wurzelwachstum unterdrückt, die Stickstoffaufnahme in den Feinwurzeln gehemmt und mobiler Stickstoff wird vorwiegend in Verbindungen investiert, die der Kohlenstoffassimilation dienen: Rubisco und Photosysteme. So reguliert der Stickstoffhaushalt die Rubiscomenge und hat damit einen großen Einfluß auf den Kohlenstoff-Fluß NPPC und damit auch auf den CO₂-Düngeeffekt.

Das Verhältnis der Allokation von Kohlenstoff und Stickstoff in die einzelnen Organe soll dabei in bestimmten Grenzen variabel sein und vom Verhältnis der löslichen Verbindungen zueinander abhängen. Langfristig spiegelt also das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff in den verschiedenen Organen und in der gesamten Pflanze das Verhältnis der Pools der mobilen Verbindungen zueinander wider.

2.4 Charakterisierung der untersuchten Prozesse

2.4.1 Aufnahme von Stickstoff

Der Fluß „Aufnahme von Stickstoff aus der Bodenlösung“ kann über die relative Aufnahme pro Feinwurzelstickstoff (RAR_N) und die Menge an Feinwurzelstickstoff (FWN) berechnet werden:

$$AVUN = RAR_N \cdot FWN$$

Mit der Annahme, daß die Aufnahme ein enzymatisch katalysierter Prozeß ist, gibt die relative Aufnahme Menge und Aktivität der Transportenzyme für NO_3^- und NH_4^+ im Plasmalemma der Zellen in den Feinwurzeln wieder (Rastetter et al., 1991; Stitt und Krapp, 1999).

Die relative Aufnahme ist abhängig von der Stickstoffverfügbarkeit in der Bodenlösung (C_{na}). Diese Abhängigkeit wird in der Regel in Form einer Michaelis-Menten Kinetik ausgedrückt, mit RAR_{max} als maximaler Aufnahme und $K_{m,RAR}$ als Stickstoffkonzentration bei der die halbmaximale Aufnahme erreicht wird (BassiriRad et al., 2001).

$$RAR_N = RAR_{max} \cdot \frac{C_{na}}{C_{na} + K_{m,RAR}}$$

2.4.2 Allokation von Stickstoff

Die Flüsse Stickstoff-Allokation in die Organe bilanzieren die Flüsse Einbau und Abbau in diese Organe. Die Allokations-Flüsse lassen sich berechnen aus der Menge an mobilem Stickstoff (MN), dem Anteil des mobilen Stickstoffes, der pro Zeiteinheit eingebaut wird (k_{wN}) und dem Anteil des Stickstoffes, der in die jeweiligen Organe eingebaut wird, Allokations-Koeffizient (kal_N).

$$ALN = MN \cdot k_{wN} \cdot kal_N$$

Der Allokations-Koeffizient gibt die Änderung der Stickstoffmenge in einem Organ (z.B. Feinwurzeln FWN) in Relation zur Änderung des Stickstoffmenge in der gesamten Pflanze ($GESN$) an:

$$kal_{N,FW} = \frac{FWN(t_2) - FWN(t_1)}{t_2 - t_1} \bigg/ \frac{GESN(t_2) - GESN(t_1)}{t_2 - t_1}$$

2.4.3 Allokation von Kohlenstoff

Die Allokation von Kohlenstoff wird analog zur Allokation von Stickstoff behandelt:

$$ALC = MC \cdot k_{wC} \cdot kal_C$$

$$kal_{C,FW} = \frac{FWC(t_2) - FWC(t_1)}{t_2 - t_1} \bigg/ \frac{GES C(t_2) - GES C(t_1)}{t_2 - t_1}$$

2.4.4 Regulation der Stomatakonduktanz

Die Aufnahme, bzw. Abgabe von Kohlenstoff im Blatt berechnet sich aus der Differenz der CO_2 -Konzentration in der Atmosphäre und in den Interzellularräumen (δC_{CO_2}), aus der Stomatakonduktanz für CO_2 (g_{CO_2}) und Blattfläche (A_{LEAF}). Die Grenzschichtwiderstände zwischen Blatt und Atmosphäre werden hierbei vernachlässigt.

$$STUC - STAC = g_{CO_2} \cdot \delta C_{CO_2} \cdot A_{LEAF}$$

Über die spezifische Blattfläche (SLA) wird der Bezug der Stomatakonduktanz zum Trockengewicht des Blattes (TG) hergestellt. Über die Konzentration an Kohlenstoff im Trockengewicht (C_{Konz}) ist damit der Bezug zum Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen hergestellt:

$$SLA = A_{LEAF} / TG$$

$$STUC - STAC = g_{CO_2} \cdot \delta C_{CO_2} \cdot (SLA \cdot BLC_{ges} / C_{Konz})$$

Über die Regulation der Stomatakonduktanz kontrollieren die Pflanzen den Austausch von Wasserdampf und CO_2 mit der Atmosphäre. Im Rahmen der Arbeit wird der Einfluß des Wachstums in erhöhter CO_2 -Konzentration auf die Reaktion der Stomata gegenüber der CO_2 -Konzentration in den Interzellularen untersucht. Hierfür habe ich das Stomatamodell von Johannes Hoffstadt verwendet (Hoffstadt, 2000).

In grober Vereinfachung hat das Modell folgende Struktur: in Relation zur maximalen Öffnungsweite werden die Stomata durch eine Druckdifferenz zwischen Schließ- und Nebenzellen geöffnet. Die Druckdifferenz wird im Modell in erster Linie durch die Ionenkonzentrationen in Schließ- und Nebenzellen bestimmt, die in Abhängigkeit von Umweltparametern berechnet werden.

Verantwortlich für die Ionenkonzentrationen sind Ionenflüsse. Ionen werden gegen einen Potentialgradienten in die Schließzellen hineingepumpt (aktive Ionenpumpen) und diffundieren, einem Potentialgradienten folgend, aus den Schließzellen heraus (regulierbare Ionenkanäle). Die Pumpenstärke der Ionenpumpen wird im Modell aus einer maximalen Pumpenstärke und der Reaktion der Pumpen auf die Umweltfaktoren Temperatur, Licht und Bodenwasser berechnet. Temperatur und Licht stimulieren die Pumpen, das Bodenwasserpotential hemmt die Pumpen. Die Leitfähigkeit der Ionenkanäle wird durch die interzelluläre CO_2 -Konzentration geprägt: je höher die CO_2 -Konzentration, desto höher die Leitfähigkeit der Ionenkanäle. Wasser folgt den Ionen, indem es Potentialdifferenzen zwischen Apoplast und Symplast ausgleicht. Der Wassergehalt der Schließ- und Nebenzellen bestimmt dann die Druckdifferenz zwischen Schließ- und Nebenzellen und damit die relative Öffnungsweite.

Das Modell berechnet die Leitfähigkeit einzelner Stomata für Wasserdampf (g_{st}). Die Leitfähigkeit für CO_2 läßt sich daraus in erster Näherung durch das Verhältnis der Diffusionskoeffizienten für Wasserdampf und CO_2 in Luft bestimmen (1.56). Die Leitfähigkeit der einzelnen Stomata und die Dichte (n_{st}) der Stomata auf dem Blatt ergeben die Leitfähigkeit des Blattes (g_w) :

$$g_{\text{CO}_2} = \frac{g_w}{1.56}$$

$$g_w = g_{st} \cdot n_{st}$$

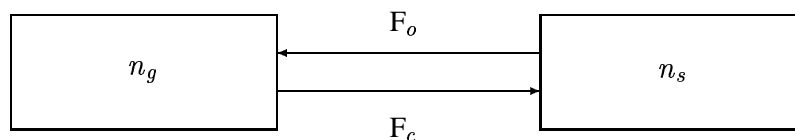
Die Druckdifferenz (Δp) zwischen Schließzelle (p_g) und Nebenzelle (p_s)

$$\Delta p = p_g - \alpha \cdot p_s$$

bestimmt die Leitfähigkeit der Stomata. Wobei α den mechanischen Vorteil der Nebenzellen widerspiegelt. Im einfachen Fall folgt der Zusammenhang von Druckdifferenz und Leitfähigkeit einer Sättigung 1. Ordnung:

$$g_{st} = g_{max} \cdot \frac{\Delta p}{\Delta p + K_{m,p}} \quad \text{mit} \quad K_{m,p} = g_{max} / f$$

Der Druck wird bestimmt durch die Menge an Ionen in Schließzelle (n_g) und Nebenzelle (n_s). Die Regulation erfolgt über eine Verlagerung der Ionen zwischen Schließ- und Nebenzelle. Die Gesamtmenge an Ionen ist dabei konstant:



$$\frac{dn_g}{dt} = F_o - F_c \quad \text{und} \quad \frac{dn_s}{dt} = F_c - F_o$$

Während die Bilanzen für die Pools n_g und n_s geführt werden müssen, sind die wirksamen Größen nicht die Stoffmengen, sondern die Konzentrationen:

$$c_g = \frac{n_g}{V_g} \quad \text{und} \quad c_s = \frac{n_s}{V_s}$$

Die Flüsse F_o und F_c werden durch Annahmen über die Konzentrationen beschrieben: der öffnende Fluß F_o ist eine Sättigungsfunktion der Vorratskonzentration c_s :

$$F_o = k_o \cdot \frac{c_s}{c_s + K_{m,o}}$$

Der sich aufbauende Konzentrationsgradient treibt den passiven Rückfluß F_c mit schließender Wirkung, der proportional zum Konzentrationsgradient ist und dessen Konduktanz geregelt wird:

$$F_c = k_c \cdot (c_g - c_s)$$

Die Koeffizienten k_o und k_c sind Funktionen der Umweltfaktoren und machen damit das Herzstück der Ionenregulation aus.

Bestimmung von k_o : k_o beschreibt die Abhängigkeit der aktiven Pumpen von Temperatur, Licht und Bodenwasserpotential. Die maximale Pumprate beruht auf der temperaturabhängigen Energielieferung aus der Respiration, mit einem Q_{10} -Wert von 2.0 und einem Basiswert für die maximale Pumprate $k_{o,0}$ bei der Referenztemperatur T_0 . Die Pumpen haben eine Mindestaktivität f_0 und werden durch eine lichtabhängige Aktivierungsfunktion f_{PAR} hochgeregelt. Das Bodenwasserpotential π_r im Wurzelbereich hemmt über Abscisinsäure (ABA) die Pumpen, was durch den Begrenzungsfaktor f_{ABA} ausgedrückt wird.

$$k_o = k_{o,0} \cdot 2^{(T_i - T_0)/10} \cdot \frac{f_{PAR} + f_0}{1 + f_0} \cdot f_{ABA}$$

Lichtaktivierung f_{PAR} :

$$f_{PAR} = PAR / (PAR + K_{m,PAR})$$

Begrenzung durch das Bodenwasserpotential f_{ABA} :

$$f_{ABA} = \exp(-k_{ABA} (-k_\psi \psi_r + ABA_l))$$

Der Faktor k_ψ bestimmt die Stärke der ABA-Synthese, zusätzliche ABA aus dem Blatt (ABA_l) wird zu dem Signal addiert. Ein weiterer Faktor (k_{ABA}) bestimmt die Reaktion der Pumpen auf ABA.

Tabelle 2.4: Liste der wichtigen Parameter und treibenden Kräfte des Stomatamodells.

Parametersatz des Stomatamodells				
Parameter	Bedeutung	Einheit	Standard-Satz	Anpassung
<u>Angepaßte Parameter:</u>				
$g_{w,max}$	maximale Leitfähigkeit	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	218	aus Messung
K_{m,C_i}	CO ₂ -Empfindlichkeit der Ionenkanäle	ppmV	300	variiert
$k_{o,0}$	maximale Pumprate	mol s^{-1}	3000	variiert
<u>Standardparametersatz:</u>				
f	Umsetzungsfaktor von Druckverhältnissen in Leitfähigkeit	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$	0.15	0.15
$K_{m,PAR}$	Lichtempfindlichkeit	$\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	300	150
k_c^{max}	Anstieg der Leckkonduktanz	$\text{m}^3 \text{s}^{-1}$	10^{-2}	10^{-2}
k_ψ	Bodenwasserempfindlichkeit	$\mu\text{mol m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$	170	170
n_{st}	Stomatadichte	m^{-2}	10^8	10^8
T_0	Basistemperatur	°C	20	20
Treibende Kräfte				
C_i	interzelluläre CO ₂ -Konzentration	ppmV	aus Messung	
PAR	Photosynthetisch aktive Strahlung	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	aus Messung	
T_l	Blatttemperatur	°C	aus Messung	
ψ_r	Bodenwasserpotential in Wurzelnähe	MPa	als -0.1 vorgegeben	

Bestimmung von k_c : k_c ist die Leck-Konduktanz der Ionenkanäle. Der einzige Mechanismus zur Regulation der Leck-Konduktanz beruht auf C_i . k_c wird über eine Sättigungsfunktion mit der Anfangssteigung k_c^{max} und dem Mindestwert k_c^0 aus C_i berechnet:

$$k_c = k_c^0 + k_c^{max} \cdot \frac{C_i}{C_i/K_{m,C_i} + 1}$$

In Rücksprache mit Johannes Hoffstadt habe ich angenommen, daß sich der Stickstoffstatus in erster Linie auf die maximale öffnende Pumprate der Ionenpumpen ($k_{o,0}$) auswirken sollte. Eine Anpassung der Reaktion der Stomata auf langfristige Änderungen der Wachstums CO₂-Konzentration sollte sich in einer veränderten CO₂-Sensitivität der Ionenkanäle (K_{m,C_i}) bemerkbar machen. In der Arbeit habe ich daher den Einfluß von Stickstoffstatus und CO₂-Konzentration während des Wachstums auf folgende Parameter im Modell untersucht: maximale Stomatakonduktanz (g_{max}), maximale öffnende Pumprate der Ionenpumpen ($k_{o,0}$) und CO₂-Sensitivität der Ionenkanäle (K_{m,C_i}).

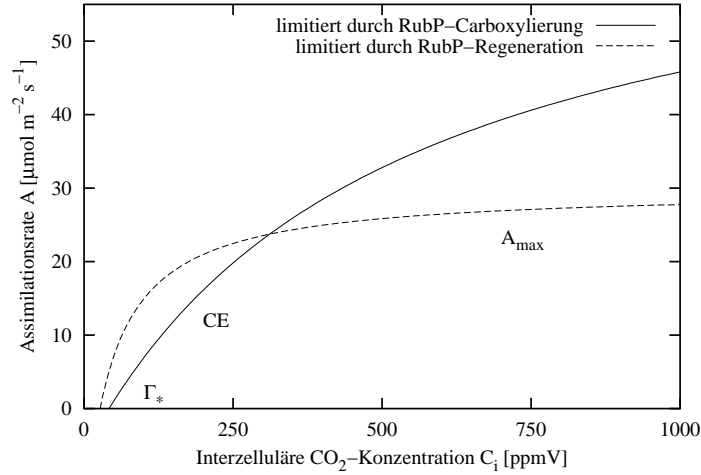


Abbildung 2.3: Abhängigkeit der Assimilationsrate von der interzellulären CO_2 -Konzentration nach den unten angegebenen Gleichungen aus dem Modell von Farquhar und von Caemmerer (1982). Folgende Werte wurden für die Parameter des Modells zugrundegelegt: O 21%; K_c 460 μbar ; K_o 210 mbar nach Farquhar und von Caemmerer (1982); R_d 3 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Γ_* 40 ppmV; PAR 2000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nach Messungen in den Experimenten im Rahmen dieser Arbeit; V_{cmax} 75 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und J_{max} 175 $\mu\text{Eq m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nach Ergebnissen von Medlyn et al. (1999). Gekennzeichnet sind die in der Arbeit untersuchten Werte: der CO_2 -Kompensationspunkt (Γ_*), der Bereich der Assimilation, der durch die Carboxylierung der Ribulose-1,5-Bisphosphat (RubP) begrenzt wird und daher durch die Carboxylierungseffizienz bestimmt wird (CE), der Bereich der maximalen Assimilationsrate (A_{max}), der durch die Regeneration der RubP begrenzt ist.

2.4.5 Photosynthese

Der Fluß Assimilation (A_f) kann aus dem meßbaren Gasaustausch des Blattes (A_{netto}), der Blattfläche (A_{LEAF}) und der Respiration im Blatt (Rd_{Licht}) berechnet werden:

$$A_f = (A_{netto} + Rd_{Licht}) \cdot A_{LEAF}$$

Farquhar und von Caemmerer (1982) haben die Abhängigkeit der Assimilationsrate (A) von den Umweltparametern Strahlung, Temperatur und CO_2 -Konzentration in den Interzellularen in einem Modell beschrieben. Die Abhängigkeit der Assimilationsrate von der interzellulären CO_2 -Konzentration wird in dem Modell als Minimum aus der RubP-Carboxylierung und RubP-Regeneration limitierten Assimilationsrate berechnet:

$$A = \min \left(\left(V_{cmax} \cdot \frac{C_i - \Gamma_*}{C_i + K_c(1 + O/K_o)} - Rd_{Licht} \right); \left(\frac{J_{max} \cdot PAR}{PAR + 2.1 \cdot J_{max}} \cdot \frac{C_i - \Gamma_*}{4.5C_i + 10.5\Gamma_*} - Rd_{Licht} \right) \right)$$

Anhand dieser Modellvorstellung habe ich die Reaktion der Netto-Assimilationsrate gegenüber C_i bei Lichtsättigungsbedingungen untersucht.

In Abbildung 2.3 ist zu erkennen, daß die Assimilationsrate bei geringer CO₂-Konzentration in den Interzellularen (C_i bis ca. 250 ppmV) durch die Menge an Rubisco und ihre Aktivität limitiert wird (RubP-Carboxylierung limitiert). Bei höheren Werte für C_i begrenzt die Elektronentransportkapazität der Photosysteme in zunehmendem Maß die Assimilation, bis im Bereich oberhalb von ca. 700 ppmV kaum eine weitere Steigerung der Assimilationsrate zu erkennen ist (RubP-Regeneration limitiert).

Im Bereich der RubP-Carboxylierung Limitation steigt die Assimilationsrate mit steigendem C_i annähernd linear an, so daß die Assimilationsrate in diesem Bereich durch Steigung und Achsenabschnitt einer Geraden wiedergegeben werden kann. Die Steigung wird als Carboxylierungseffizienz (CE) bezeichnet. Der Achsenabschnitt für $A=0$ wird als CO₂-Kompensationspunkt (Γ) bezeichnet, bei Berücksichtigung der Respirationsrate als CO₂-Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_*):

$$CE = \frac{V_{cmax}}{\Gamma_* + K_c(1 + O/K_o)}$$

Bei CO₂-Konzentrationen über 700 ppmV in den Interzellularen kann die Assimilationsrate mit der maximalen Assimilationsrate (A_{max}) wiedergegeben werden. Insgesamt läßt sich also die Assimilationsrate anhand der drei Parameter für folgende Bereiche charakterisieren:

$$\begin{aligned} \text{für } C_i < 250 \text{ ppmV : } \quad A &= -(CE \cdot \Gamma_*) + CE \cdot C_i \\ \text{für } C_i > 700 \text{ ppmV : } \quad A &= A_{max} \end{aligned}$$

Bedeutung und Einheiten der Parameter:

A	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Assimilationsrate
A_f	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ s}^{-1}$	Fluß Assimilation
A_{netto}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Netto-Assimilationsrate
A_{max}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	maximale Assimilationsrate bei $C_i > 700 \text{ ppmV}$
C_i	ppmV	interzelluläre CO ₂ -Konzentration
O	%	Sauerstoffkonzentration
Rd_{Licht}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	„Dunkel-Respiration“ im Licht
V_{cmax}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	maximale Carboxylierungsrate
K_c	μbar	Michaelis-Menten Konstante der Carboxylierungsrate
K_o	mbar	Michaelis-Menten Konstante der Oxygenierungsrate
J_{max}	$\mu\text{Eq m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	maximale Elektronentransport-Kapazität
PAR	$\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Strahlung
Γ	ppmV	CO ₂ -Kompensationspunkt
Γ_*	ppmV	CO ₂ -Kompensationspunkt der Assimilation

2.4.6 Respiration

Der Fluß Respiration (RC) kann im Modell über den Respirationskoeffizienten (kr) und die Kohlenstoffmenge ($GESC = STC + MC + RESC$) berechnet werden (Berlekamp et al., 1991).

$$RC = kr \cdot GESC$$

Der Respirationskoeffizient gibt dabei an, wie groß der Anteil des Kohlenstoffes, der pro Zeiteinheit veratmet wird, an der Gesamtmenge Kohlenstoff ist. Für den Fall, daß kein Kohlenstoffgewinn durch Assimilation (zB. im Dunkeln) und kein Kohlenstoffverlust durch Litter-Produktion und Exsudation auftritt, spiegelt der Respirationskoeffizient die Änderung der Kohlenstoffmenge wider:

$$kr = \frac{\ln(GESC(t_2)) - \ln(GESC(t_1))}{t_2 - t_1} \quad [\text{d}^{-1}]$$

Der Respirationskoeffizient ist unter anderem abhängig von Temperatur, Menge an Stickstoff und Menge an mobilem Kohlenstoff (Cannell und Thornley, 2000). Mit steigender Temperatur wächst der Respirationskoeffizient exponentiell, so daß die Temperaturabhängigkeit des Respirationskoeffizienten über den sogenannten Q_{10} -Wert wiedergegeben werden kann.

2.4.7 Übersicht

Anhand folgender Zustandsgrößen und Parameter habe ich untersucht, inwieweit sich der Einfluß einer erhöhten CO_2 -Konzentration auf die Prozesse Aufnahme von Stickstoff, Allokation von Stickstoff und Kohlenstoff, Regulation der Stomatakonduktanz, Photosynthese und Respiration durch die induzierte Änderung des Stickstoffstatus' der Pflanzen erklären läßt:

Zustandsgrößen des Systems	
Menge an Stickstoff in Blatt, Sproß, Wurzel und Feinwurzel	
Trockengewicht von Blatt, Sproß, Wurzel und Feinwurzel	
Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke im Blatt	
Konzentration an Stickstoff in Blatt, Sproß, Wurzel und Feinwurzel	
Prozesse im Stickstoffhaushalt	
<u>Aufnahme von Stickstoff:</u>	
RAR_N	relative N-Aufnahmerate der Feinwurzeln
RAR_{max}	maximale relative N-Aufnahmerate der Feinwurzeln
$K_{m,RAR}$	Michaelis-Menten Konstante der relativen N-Aufnahmerate
<u>Allokation von Stickstoff:</u>	
$kal_{N,Bl}$	Allokationskoeffizienten für das Blatt
$kal_{N,Sp}$	Allokationskoeffizienten für den Sproß
$kal_{N,W}$	Allokationskoeffizienten für die Wurzeln
$kal_{N,FW}$	Allokationskoeffizienten für die Feinwurzeln
Prozesse im Kohlenstoffhaushalt	
<u>Allokation von Kohlenstoff:</u>	
$kal_{C,Bl}$	Allokationskoeffizienten für das Blatt
$kal_{C,Sp}$	Allokationskoeffizienten für den Sproß
$kal_{C,W}$	Allokationskoeffizienten für die Wurzeln
$kal_{C,FW}$	Allokationskoeffizienten für die Feinwurzeln
<u>Regulation der Stomatakonduktanz:</u>	
g_{max}	maximale Stomatakonduktanz für CO_2
$k_{o,0}$	maximale Pumprate der Ionenpumpen
K_{m,C_i}	CO_2 -Sensitivität der Ionenkanäle
<u>Photosynthese:</u>	
A_{max}	maximale Assimilationsrate
CE	Carboxylierungseffizienz
Γ_*	CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation
<u>Respiration:</u>	
kr	Respirationskoeffizient
Q_{10}	Temperaturabhängigkeit des Respirationskoeffizienten

Kapitel 3

Stand des Wissens

In diesem Kapitel soll der Stand des Wissens zu den physiologischen Hintergründen der Prozesse, die in den Modellen abgebildet sind, dargestellt werden. Im Mittelpunkt steht dabei die Regulation des Stickstoff- und Kohlenstoffhaushaltes und der Einfluß einer erhöhten CO₂-Konzentration auf diese Regulation.

Zunächst werden die in den Modellen zentralen Zustandsgrößen „lösliche Stickstoff-Verbindungen“ und „lösliche Kohlenstoff-Verbindungen“ charakterisiert. Die regulatorischen Eigenschaften dieser Verbindungen wiederholen sich bei der Beschreibung der Prozesse. Folgende Zustandsgrößen und Prozesse werden behandelt:

- Zustandsgrößen
 - Konzentration an löslichen Kohlenstoff-Verbindungen
 - Konzentration an löslichen Stickstoff-Verbindungen
- Prozesse im Stickstoffhaushalt
 - Fixierung von Stickstoff
 - Aufnahme von Stickstoff
 - Assimilation von Stickstoff
 - Allokation von Stickstoff
- Prozesse im Kohlenstoffhaushalt
 - Regulation der Stomatakonduktanz
 - Photosynthese
 - Respiration

3.1 Zustandsgrößen

3.1.1 Konzentration an löslichen Kohlenstoff-Verbindungen

Die löslichen Kohlenstoffverbindungen bestehen zum größten Teil aus Kohlenhydraten, daneben auch Carbonsäuren. Kohlenhydrate haben im Stoffhaushalt der autotrophen Pflanzen

eine zentrale Bedeutung. Sie sind die Ausgangsverbindungen für alle Synthesen und Substrat für die Respiration. Die Konzentration an Kohlenhydraten dient der Pflanze als Information über ihren Stoffwechselzustand. Kohlenhydrate erfüllen für die Pflanzen hauptsächlich folgende Funktionen:

- Strukturbildner
- Energieträger
- Informationsträger

Durch die Abgabe von Kohlenhydraten an Mykorrhizapilze oder als Wurzelexsudate direkt in den Boden können Pflanzen andere Organismen im Boden manipulieren und mineralische Nährstoffe aufschließen (Mengel, 1991). Mit der Abgabe von Nektar betreiben Pflanzen eine Art Viehhaltung, indem sie für die Ernährung der bestäubenden Insekten sorgen (Ehrendorfer, 1993). Jeder Eingriff in den Kohlenhydrathaushalt muß daher Folgen auf nahezu allen Ebenen im System Pflanze haben.

Im Verlauf der Lichtreaktion der Photosynthese wird in Chloroplasten Lichtenergie in chemische Energie umgewandelt, die über den Calvin-Zyklus in Form von Kohlenhydraten gespeichert wird. Somit sind Kohlenhydrate die Stoffgruppe, die direkt im Anschluß an die Photosynthese die Energie und den assimilierten Kohlenstoff aufnimmt. In ihrer Funktion als Energieträger sind die Kohlenhydrate das Substrat der Respiration und beeinflussen darüber die Fixierung von Stickstoff, da diese auf große Mengen an Energie aus der Respiration angewiesen ist (Lea, 1997; Swaraj et al., 2001).

Kohlenhydrate werden für den Aufbau von Struktur genutzt (z.B. Cellulose in den Zellwänden). Sie bilden nach Umwandlung in Carbonsäuren das Kohlenstoffgerüst für die Assimilation von Stickstoff und damit die Basis für die Synthese von Aminosäuren, Proteinen und anderen stickstoffhaltigen Verbindungen (Lea, 1997). Da sie für die Assimilation von Stickstoff notwendig sind, beeinflussen sie die Konzentration der löslichen Stickstoffverbindungen, vor allem NO_3^- und Glutamin und haben somit einen indirekten Einfluß auf deren regulatorische Funktionen (Purvis et al., 1974; Yelle et al., 1987; Hocking und Meyer, 1985; Mery et al., 1997; Geiger et al., 1998, 1999).

Kohlenhydrate und Carbonsäuren werden aus Zellen abgegeben und über das Phloem in andere Organe transportiert, somit steht die Information über die Konzentration dieser Substanzen in der ganzen Pflanze zur Verfügung (Touraine et al., 1994). Für viele Enzyme aus dem Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt ist nachgewiesen, daß lösliche Kohlenstoffverbindungen die Expression der Gene beeinflussen und/oder die Aktivität der Enzyme steuern. Sie unterdrücken dabei die weitere Assimilation von Kohlenstoff und fördern die Aufnahme und Assimilation von Stickstoff. Kohlenhydrate können die Expression und Aktivität folgender Proteine, die an der Photosynthese beteiligt sind, hemmen: die große und die kleine Untereinheit der Rubisco, Rubisco-Aktivase, Carbo-Anhydrase, Triose-Phosphat-Translokator, Plastocyanin, Thylakoid-ATPase, Phosphoenol-Carboxylase, Pyruvat-Phosphodikinase (Stitt, 1991; Pego et al., 2000). Aus dem Stickstoff-Haushalt ist bekannt, daß Carbonsäuren die Expression und Aktivität der Nitrat-Reduktase fördern (Fonseca et al., 1997; Geiger et al., 1998), es wird angenommen, daß sie an der Regulation der Ammonium- und Nitrat-Translokatoren in den Membranen der Wurzel beteiligt sind (Forde, 2000; Howitt und Udvardi, 2000).

Dabei wirken Kohlenhydrate nicht allein, sondern zusammen mit löslichen Komponenten des Stickstoffmetabolismus, auf die Enzymregulation. Für die Enzyme des Stickstoff-Stoffwechsels ist diese Interaktion in vielen Fällen nachgewiesen (Stitt und Krapp, 1999). Für die Regulation der Rubisco wird sie von Paul und Driscoll (1997) postuliert, da er die Repression der Expression der Rubisco durch hohe Kohlenhydratkonzentration nur bei gleichzeitigem Stickstoffmangel beobachten konnte.

Einfluß von CO₂ auf die Konzentration löslicher Kohlenhydrate

Eine erhöhte CO₂-Konzentration der Atmosphäre fördert in der Regel die Kohlenhydratproduktion im Rahmen der Photosynthese. Diese Kohlenhydrate müssen über den Triosephosphat/Phosphat-Shuttle aus den Chloroplasten exportiert werden. Falls die Exportkapazität des Shuttles nicht mit der Assimilation Schritt halten kann, reichert sich Stärke in den Chloroplasten an (Lea, 1997), was in extremen Fällen zu einer Schädigung der Chloroplasten führen kann (Wulff und Strain, 1982). Im Cytoplasma können erhöhte Gehalte an Kohlenhydraten unter Umständen die Respiration fördern (Amthor, 1994).

Der Export von Kohlenhydraten aus den Zellen in das Phloem kann stimuliert werden, wenn die Enzymkinetik der exportierenden Proteine dies zuläßt und auf der Entladungsseite des Phloems Senken für Kohlenhydrate vorhanden sind (Körner et al., 1995; van Bel, 1996). Grodzinski et al. (1998) beobachteten, daß die Exportkapazität der Zellen gut an die Bedingungen während des Wachstums angepaßt war. Durch eine kurzfristige Erhöhung der CO₂-Konzentration überschritt die CO₂-Assimilation die Exportkapazität. Dies äußerte sich in einer Akkumulation von Stärke und Saccharose in den Blättern. Cure et al. (1991) beobachteten, daß sich die Exportraten innerhalb von 12 Tagen an veränderte Assimilationsraten anpaßten. Die Anpassung wird dabei durch die Kohlenhydrat Senken geregelt: bei starken Senken wird die Exportkapazität stimuliert, bei schwachen Senken bleibt die Exportkapazität unverändert und die Photosyntheserate wird gedrosselt (Baxter und Farrar, 1999).

Mehr Kohlenhydrate bedeuten ein größeres Angebot an Kohlenstoffgerüsten für die Stickstoffassimilation und für den Einbau der Stickstoffassimilate in Organe. Damit können höhere Konzentrationen an Kohlenstoffverbindungen die Nitrat- und Glutamin-Konzentration herabsetzen und so die Hemmung des Wurzelwachstums, der Stickstoff-Fixierung und der Transportenzyme im Plasmalemma der Feinwurzeln aufheben (Purvis et al., 1974; Yelle et al., 1987; Hocking und Meyer, 1985; Mery et al., 1997; Geiger et al., 1998, 1999). Daneben stimulieren hohe Kohlenhydratkonzentrationen die Expression und Aktivität der Stickstoff-Transporter im Plasmalemma der Wurzelhäarchen (Forde, 2000; Howitt und Urdvardi, 2000) und der Nitrat- und Nitrit-Reduktase (Scheible et al., 1997b).

Hohe Kohlenhydratkonzentrationen im Blatt sollen das Schließen der Stomata begünstigen (Ewert et al., 2000). Daneben ist es wahrscheinlich, daß die Konzentrationen an Kohlenhydraten in die Änderungen von Zellteilung (Kinsman, 1997) und Zellwachstum (Ferris et al., 2001) involviert sind, die unter erhöhten CO₂-Konzentrationen beobachtet werden.

3.1.2 Konzentration an löslichen Stickstoff-Verbindungen

Die löslichen Stickstoffverbindungen kann man in zwei Gruppen unterteilen: die anorganischen mobilen Stickstoffverbindungen (im Modell: ANORGN) und die organischen mobilen Stickstoffverbindungen (im Modell: MN).

Die anorganischen mobilen Stickstoffverbindungen bestehen überwiegend aus NO_3^- und NH_3 (bzw. der korrespondierenden Säure NH_4^+), zu ganz geringem Anteil aus NO_2^- . Während NO_3^- nicht giftig ist und daher in der Pflanze angereichert werden kann (wahrscheinlich in Vakuolen (Stitt und Krapp, 1999)) sind NH_3 und NO_2^- giftig und kommen in Pflanzen nur in geringen Konzentrationen vor.

NO_3^- und NH_3 werden von den Pflanzen aus der Bodenlösung oder im Anschluß an symbiotische Fixierung aufgenommen. NH_3 wird daneben im Rahmen der Photorespiration aus der Aminosäure Glycin freigesetzt. Die Freisetzung von NH_3 durch die Photorespiration ist dabei so hoch, daß die Re-Assimilation durch Glutamin-Synthetase und Glutamat-Synthase bis zu einem zehnfachen der *de novo*-Assimilation von NH_3 betragen kann (Lee-good, 1996). NO_3^- wird über NO_2^- zu NH_3 reduziert. NH_3 wird assimiliert indem es zunächst an Glutarat gebunden und anschließend auf 2-Oxo-Carbonsäuren übertragen wird. Bei der Assimilation von Stickstoff entstehen also in erster Linie Aminosäuren. Diese Aminosäuren bilden den größten Anteil der organischen mobilen Stickstoffverbindungen (Mengel, 1991). Die anorganischen mobilen Stickstoffverbindungen sind also die Edukte der Stickstoff-Assimilation, die organischen mobilen Stickstoffverbindungen sind die Produkte der Stickstoff-Assimilation.

NO_3^- , NH_3 und Aminosäuren werden im Xylem mit dem Transpirationsstrom von den Wurzeln zu den Blättern transportiert, Aminosäuren im Phloem vom Blatt zu den Wurzeln. Somit sind die löslichen Stickstoffverbindungen innerhalb der gesamten Pflanze mobil (Touraine et al., 1994).

NO_3^- in der Bodenlösung stimuliert das Wurzelwachstum und die Aktivität der Nitrat aufnehmenden Enzyme im Plasmalemma der Feinwurzeln (Scheible et al., 1997b). NO_3^- in der Pflanze stimuliert die Expression und Aktivität der Enzymsysteme, die an der Reduktion von NO_3^- und der Assimilation von NH_3 beteiligt sind (Lin et al., 1994; Scheible et al., 1997b). NO_3^- unterdrückt die Synthese von Stärke und fördert die Produktion von Carbonsäuren (Scheible et al., 1997a). Dadurch wird der Stoffwechsel insgesamt von der Stärkeproduktion zur Assimilation von Stickstoff umgelenkt (Stitt und Krapp, 1999). An Tabak und *Arabidopsis* konnte gezeigt werden, daß NO_3^- im Sproß das Wurzelwachstum hemmt (Scheible et al., 1997b; Zhang und Forde, 1998).

Glutamin, das erste Produkt der Stickstoffassimilation, unterdrückt die Aktivität der Transportenzyme für die Aufnahme von Nitrat im Plasmalemma der Feinwurzeln (Gojon et al., 1998) und die Aktivität der Nitrat- und Nitrit-Reduktase (Hoff et al., 1994). Insgesamt steckt die Erforschung der Regulation von Stickstoff und Kohlenstoffhaushalt noch in den Kinderschuhen. Es ist zu erwarten, daß Glutamin und NO_3^- weitere Prozesse beeinflussen und daß auch andere Metabolite des Stickstoffhaushaltes an der Regulation beteiligt sind (Stitt und Krapp, 1999).

Bei der Assimilation der anorganischen Stickstoffverbindungen werden Carbonsäuren in Aminosäuren umgewandelt, die wichtige Ausgangsverbindungen für das Wachstum sind. Durch das Wachstum entstehen wiederum Senken für lösliche Kohlenhydrate. Die löslichen Stickstoffverbindungen haben somit einen großen Einfluß auf die Konzentration an löslichen Kohlenstoffverbindungen (Stitt und Krapp, 1999).

Die Konzentration an Stickstoff, die sich im Verlauf der Zeit in der Pflanze und in den verschiedenen Organen einstellt, ist das Ergebnis des Wachstums und der Entwicklung der Pflanzen. Wenn das Verhältnis von Kohlenstoffassimilaten zu Stickstoffassimilaten (Stickstoffstatus) während des Wachstums konstant ist, so ist die Stickstoffkonzentration am Ende

des Experiments ein gutes Indiz für den Stickstoffstatus während des Experimentes (Ågren, 1994; Ingestad und Ågren, 1995) (vergleiche hierzu Anhang E).

3.2 Prozesse im Stickstoffhaushalt der Pflanzen

Auf der Basis des konzeptionellen Modelles in Abbildung 2.1 soll der Stand des Wissens über die physiologischen Hintergründe folgender Prozesse, die für das Wachstum der Pflanzen und somit für den CO₂-Düngeeffekt relevant sind dargestellt werden:

1. Fixierung
2. Aufnahme
3. Reduktion und Assimilation
4. Allokation

3.2.1 Fixierung

Als Stickstoff-Fixierung wird die biologisch katalysierte Reduktion von molekularem Stickstoff (N₂) aus der Luft bezeichnet. Sie hat ihre Bedeutung in der langfristigen Stickstoffbilanz der Biosphäre, bzw. des jeweiligen Standortes, da die Fixierung der bedeutendste Prozeß ist, der Stickstoff in die Biosphäre einbringt und somit die Verluste, die durch Denitrifikation auftreten, ausgleicht (Quispel, 1974). Die biologische N-Fixierung entwickelte sich in der erdgeschichtlichen Zeit als die abiotische Fixierung durch Blitze nachließ (Navarro-Gonzalez et al., 2001). Die N₂ Fixierung kann nur von Prokaryoten durchgeführt werden, wobei die Arten aus allen systematischen Bereichen der Prokaryoten stammen: Archaeobakterien, Eubakterien und Cyanobakterien (Lea, 1997). Die stickstofffixierenden Bakterien können frei oder in mehr oder weniger enger Symbiose, meist mit Pflanzen, aber auch mit Korallen oder Diatomeen leben. Die für den globalen Stickstoffkreislauf und für die Landwirtschaft bedeutenste dieser Symbiosen stellt wohl die Symbiose aus Leguminosen und Rhizobiaceen dar (Lea, 1997).

Die Fixierung wird, so weit bislang bekannt, ausschließlich durch das Enzym Nitrogenase katalysiert, von dem bei verschiedenen Bakterienarten verschiedene Strukturen bekannt sind, die Eisen und Molybdän oder Vanadium in den Redoxzentren enthalten. Die Reduktion des Stickstoffes an der Nitrogenase ist sehr energieaufwendig, wobei die Energie in den allermeisten Fällen durch den aeroben Abbau von Kohlenhydraten (aerobe Bakterien) oder durch Photosynthese (Cyanobakterien) bereit gestellt wird. Allerdings wird Nitrogenase durch O₂ irreversibel inaktiviert, weshalb aerobe Stickstoff-Fixierer Möglichkeiten entwickeln mußten die Konzentration an freiem O₂ in direkter Umgebung der Nitrogenase gering zu halten (Lea, 1997).

Nach Fixierung durch freilebende Fixierer wird der Stickstoff erst durch Absterben und Mineralisierung der Bakterien verfügbar, wohingegen symbiontische Fixierer den Stickstoff direkt in Form von NH₃ an den Wirt abgeben.

Die Menge von Nitrogenase an einem Standort kann durch die Verfügbarkeit von Eisen, Molybdän und Vanadium begrenzt sein (Ziegler et al., 1993). Die Synthese der Nitrogenase

wird durch O_2 und durch Glutamin, dem ersten Produkt der NH_3 -Assimilation, reprimiert. Dabei wird das Verhältnis Glutamin/2-Oxoglutarat wahrgenommen (Lea, 1997).

Die Aktivität der Nitrogenase ist abhängig von der Verfügbarkeit von Energie in Form von ATP und Reduktionsäquivalenten, die direkt durch Photosynthese (Cyanobakterien) oder durch den Abbau von Kohlenhydraten (Cyanobakterien und alle anderen) zur Verfügung gestellt und entsprechend reguliert werden (Woo und Xu, 1996). So führte die Verdunkelung von inokulierten Sojabohnen und Klee innerhalb von 24 Stunden zu einer Abnahme der symbiontischen N_2 -Fixierung. Nach zwei Tagen begann sich der Gehalt an Nitrogenase zu verringern (Swaraj et al., 2001).

3.2.2 Aufnahme

Die Hauptnährstoffressource für die Aufnahme von Mineralstoffen, unter anderem Stickstoff, ist für die allermeisten Pflanzen die Bodenlösung. In der Bodenlösung liegt Stickstoff in anorganischer Form als Nitrat und Ammonium, selten in organischen Verbindungen, z.B. in Aminosäuren, vor. Pflanzen sind in der Lage alle drei Ressourcen zu nutzen; den größten Anteil nehmen sie aber in Form von NO_3^- und NH_4^+ auf (Mengel, 1991; Atkin, 1996).

In der Natur werden NO_3^- und NH_4^+ hauptsächlich durch die Mineralisierung organischer Substanz freigesetzt. Während NH_4^+ als einwertiges Kation an Tonmineralen adsorbiert werden kann, liegt NO_3^- als einwertiges Anion zum größten Teil gelöst in der Bodenlösung vor. Damit wird NO_3^- leicht mit durchlaufendem Wasser ausgewaschen und ist dann für den jeweiligen Standort verloren. Die Konzentration von Nitrat und Ammonium in der Bodenlösung kann im Bereich von einigen Mikromol bis hunderten von Millimol pro Liter schwanken, ist die meiste Zeit aber gering, da Austauschvalenzen der Tonminerale, Pflanzen und Mikroorganismen um die gelösten Stickstoffverbindungen konkurrieren (Marschner, 1995).

Pflanzen nehmen also in der Natur den Stickstoff aus einer Lösung mit sehr schwankender, aber meist geringer Konzentration an NO_3^- und NH_4^+ auf. Sie können die umgebende Lösung dabei praktisch bis an die Nachweisgrenze von diesen Ionen befreien (Olsen, 1950).

Da es sich überwiegend um aktive Transportprozesse handelt, können die Aufnahmeraten in Analogie zu den Umsatzraten von Enzymen durch folgende Größen beschrieben werden:

1. Menge der Transportsysteme
2. spezifische Aktivität des Transportsystems
3. Konzentration der Substrate in der direkten Umgebung der Transportsysteme
4. Konzentration der Äquivalente für den Cotransport
5. Konzentration der Energieäquivalente
6. Temperatur

Sowohl für Nitrat als auch für Ammonium war auf Grund der Art der Sättigungskinetik der Transportprozesse anzunehmen, daß mehrere Transportsysteme an der Aufnahme beteiligt sind: Systeme mit geringer Affinität und Systeme mit hoher Affinität zum jeweiligen

Substrat (Aslam et al., 1992, 1996; Ullrich et al., 1984; Wang et al., 1993). Einige Transportsysteme konnten mittlerweile identifiziert und kloniert werden, so daß an ihnen eingehende Untersuchungen über ihre Regulation möglich geworden sind (Daniele-Vedele et al., 1998; Forde, 2000; von Wiren et al., 2000; Howitt und Udvardi, 2000).

Pflanzen nehmen demnach Nitrat durch die kombinierte Aktivität von mindestens drei Transportsystemen (zwei mit hoher und eines mit geringer Affinität zu NO_3^-) aus der Bodenlösung auf. Der Einstrom der NO_3^- Ionen wird dabei durch einen Protonengradienten über die Plasmamembran angetrieben. Ein Transportsystem mit geringer und eines mit hoher Affinität zu Nitrat werden ständig ausgebildet. Die Expression des zweiten Systems mit hoher Affinität zu Nitrat wird durch NO_3^- und wahrscheinlich durch lösliche Kohlenhydrate induziert und durch die Produkte der N-Assimilation gehemmt, wobei die regulatorisch wirkende Substanz wahrscheinlich Glutamin ist, evtl. sind weitere Stickstoffassimilate beteiligt (Forde, 2000; Matt et al., 2001).

Über die Regulation der Aktivität der einzelnen Transportsysteme ist bislang bekannt, daß NO_3^- und Saccharose einen stimulierenden Effekt auf die Aktivität ausüben (Forde, 2000; Delhon et al., 1995), so daß die Aktivität am Tag (starker Saccharose-Export aus den Blättern) in Tabak 40% höher ist als in der Nacht (Matt et al., 2001).

Für die Aufnahme von Ammonium stehen mindestens zwei Transportsysteme zur Verfügung: eines mit niedriger Affinität und eines mit hoher Affinität zu Ammonium. Die Natur des Transportsystems mit niedriger Affinität ist bislang völlig unbekannt. Es ist bislang lediglich bekannt, daß dieser Transportmechanismus ständig ausgebildet wird, daß die Transportrate linear mit der externen Konzentration an Ammonium korreliert ist und daß eine Konkurrenz zu dem Kation K^+ besteht. Es ist nicht geklärt, ob dieser Transport an Proteine gebunden ist oder/und ob es sich um die Diffusion der korrespondierenden Base NH_3 durch H_2O -Kanäle im Plasmalemma handelt. Dies wäre dann kein aktiver Prozeß (Howitt und Udvardi, 2000).

Für das Transportsystem mit hoher Affinität zu NH_4^+ sind bislang bei verschiedenen Pflanzen, Hefen und Bakterien verschiedene Proteine identifiziert worden, die alle zu der gleichen Proteinfamilie gehören. Dieses Transportsystem arbeitet aktiv, ist also energiebedürftig. Bislang ist bekannt, daß die Transkription durch einen Metaboliten der Ammoniumassimilation (wahrscheinlich Glutamin) gehemmt wird und daß die Konzentration der Transkripte in der Wurzel diurnal schwankt, so daß angenommen werden kann, daß Produkte der Kohlenstoffassimilation die Expression des Transporters stimulieren. Über die Regulation der Aktivität ist bislang bekannt, daß NH_3 im Cytoplasma die Aktivität hemmt (Howitt und Udvardi, 2000).

Daneben ist die Aufnahme von NO_3^- und NH_4^+ abhängig von der Konzentration der Ionen direkt in der Umgebung der Transportsysteme. Dabei gelangen die Ionen in der Bodenlösung durch Diffusion oder mit dem Wasservolumenstrom an die Transportsysteme. Außerdem können sich die Wurzeln durch ihr Wachstum neues Bodenvolumen mit frischem Substratangebot erschließen (Mengel, 1991). Die Temperatur hat einen Einfluß auf den Einstrom an Nitrat und Ammonium, da der Diffusionskoeffizient der Ionen in Wasser und der Transport durch die Membran temperaturabhängig sind.

3.2.3 Reduktion und Assimilation

Das aufgenommene Nitrat wird durch Nitrat- und Nitrit-Reduktase über das Zwischenprodukt Nitrit zu NH_3 reduziert. NH_3 wird überwiegend durch die Glutamin-Synthetase

an Glutamat gebunden, es entsteht Glutamin, das erste Produkt der Stickstoffassimilation. Glutamin wird mit 2-Oxoglutarat durch die Glutamat-Synthase zu zwei Molekülen Glutamat umgesetzt. Von hier aus wird die Aminogruppe durch Transaminasen auf andere 2-Oxosäuren übertragen, es entstehen die verschiedenen Aminosäuren (Lea-Cox und Syvertsen, 1996). Die Reduktion des Nitrats findet bei den verschiedenen Pflanzenarten überwiegend in den Wurzeln (Bäume und Sträucher) oder in den Blättern (Kräuter) statt. Je nachdem werden dann Nitrat oder Aminosäuren im Xylem aus den Wurzeln in den Sproß transportiert (Ziegler et al., 1993).

Die Bildung der Nitrat-Reduktase wird durch Nitrat (Lin et al., 1994) und Kohlenhydrate (Fonseca et al., 1997; Geiger et al., 1998) induziert. Glutamin und andere Produkte der Stickstoffassimilation unterdrücken die Expression (Hoff et al., 1994). Die Regulation der Expression der Nitrat-Reduktase durch Nitrat und Glutamin wird vollständig aufgehoben, wenn die Konzentration an Kohlenhydraten im Blatt unter einen kritischen Maß fällt, wobei die regulierende Substanz hierbei wahrscheinlich Malat ist. Die Expression geht dann sehr stark zurück (Klein et al., 2000; Muller et al., 2001).

Die Aktivität der Nitrat-Reduktase unterliegt einem diurnalen Rhythmus, wobei die Aktivität morgens hoch ist und im Verlauf der Lichtperiode zurückgeht. Untersuchungen an Tabak haben gezeigt, daß die Nitrat-Reduktase in den Morgenstunden bei hoher Aktivität ca. 40% des Nitrates, das innerhalb von 24 Stunden aufgenommen wird, reduziert (Scheible et al., 2000). Dadurch sinken die aktivierenden Nitratkonzentrationen im Gewebe und die Konzentration an hemmendem Ammonium, Glutamin und anderen Aminosäuren steigt, was durch die Photorespiration verstärkt wird (Matt et al., 2001). Unterstützt wird dieser diurnale Rhythmus durch die Produktion von Malat am Morgen als Anion für die pH Regulation und 2-Oxoglutarat als Stickstoffakzeptor im späteren Verlauf des Tages (Scheible et al., 2000).

Die Synthese der Nitrit-Reduktase wird durch Nitrat und Nitrit induziert. Die gesamte Aktivität der Nitrit-Reduktase ist immer höher als die der Nitrat-Reduktase, so daß die Konzentration an Nitrit in den Pflanzenzellen sehr gering gehalten wird (Hoff et al., 1994). Bei fehlenden Reduktionsäquivalenten gehen die Umsatzraten der Reduktasen zurück, aber die Aufnahme von Nitrat aus der Bodenlösung, die weit weniger Energie erfordert, wird aufrecht erhalten, so daß Nitrat in der Pflanze akkumulieren kann (Stitt und Krapp, 1999).

NH₃ wird überwiegend durch das Enzym Glutamin-Synthetase an Glutarat gebunden, wobei Glutamin entsteht. Das NH₃ entstammt dabei der NH₃-Aufnahme, der Reduktion von NO₃⁻ oder der Photorespiration. Der Stickstoff-Fluß durch den photorespiratorischen Zyklus liegt dabei um etwa den Faktor zehn höher als die aktuelle Aufnahmerate (Leegood, 1996). Die Expression der Enzyme, die an der Assimilation von NH₃ beteiligt sind (Glutamin-Synthetase und Glutamat-Synthase), wird durch NO₃⁻ induziert (Scheible et al., 1997a).

3.2.4 Allokation

Reynolds und Thornley (1982), Johnson (1985) und Thornley (1998) entwickelten Modelle für die Allokation von Kohlenstoff und Stickstoff, in denen die Allokation durch die Konzentration an löslichen Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen beschrieben wird. Obwohl die Allokation des Stickstoffes häufig untersucht wurde, sind die molekularen Grundlagen der Prozesse, die zu dieser Verteilung führen, nicht gut verstanden. Die bisherigen Erkenntnisse zur differentiellen Genexpression, der Regulation der Enzymsynthese und zur Regulation

des Wurzelwachstums bestätigen in zunehmendem Maße die Vorstellung, daß lösliche Verbindungen aus dem Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt die Allokation bestimmen (Stitt und Krapp, 1999).

Ich will dabei Allokation nicht als eigenständigen Prozeß verstehen, sondern als die Summe vieler verschiedener Prozesse aus Auf- und Abbau von stickstoffhaltigen Strukturen, wie Proteinen, Nukleinsäuren, Chlorophyll und sekundären Pflanzenstoffen, insbesondere Alkaloiden. Die aufbauenden Prozesse konkurrieren dabei um den innerhalb der Pflanze zur Verfügung stehenden Stickstoff, während die abbauenden Prozesse Stickstoff in den Pool des innerhalb der Pflanze mobilen Stickstoffes freisetzen. Die daraus resultierende Allokation (Verteilung) ist daher nicht statisch, sondern das dynamische Ergebnis aus dem fortwährenden Umsatz des Stickstoffes, wobei sich der Stickstoff zwischendurch in der mobilen Fraktion befindet und somit frei in der Pflanze zur Verfügung steht (Touraine et al., 1994).

Innerhalb der Pflanze findet die Konkurrenz auf zwei Ebenen statt: zum einen auf der Ebene der ganzen Pflanze durch die Konkurrenz der verschiedenen Organe, zum anderen auf zellulärer Ebene durch die Konkurrenz verschiedener Proteine und anderer stickstoffhaltiger Substanzen.

Pflanzen, die bei geringem Stickstoffangebot wachsen, entwickeln in der Regel eine große Wurzel im Verhältnis zum Sproß (Robinson, 1986; Körner und Reinhardt, 1987). Außerdem sind die Wurzeln häufig feiner verzweigt (Stitt und Krapp, 1999). An genetisch veränderten *Arabidopsis*- und Tabakpflanzen mit verringerter Nitrat-Reduktase-Aktivität konnte gezeigt werden, daß die Regulation des Wurzelwachstums bei diesen beiden Arten auf die Nitratkonzentration im Sproß zurückzuführen ist (Stitt und Feil, 1999). Da die NO_3^- -Konzentration im Cytoplasma konstant ist, ist davon auszugehen, daß die Pflanze am Plasmalemma oder Tonoplasten das NO_3^- im Apoplasten oder in der Vakuole wahrnimmt. Die regulierende Größe ist dabei wahrscheinlich nicht der NO_3^- -Pool, sondern die Geschwindigkeit der Pooländerung (Stitt und Krapp, 1999). *Arabidopsis* und Tabak sind Kräuter, die aufgenommenes Nitrat im Blatt reduzieren, so daß Nitrat die Transportform im Xylem ist. Diese Regulation über die Nitratkonzentration im Sproß ist wahrscheinlich nicht auf Arten zu übertragen, die Nitrat schon in der Wurzel reduzieren und deshalb nicht Nitrat, sondern assimilierte Formen des Stickstoffes, zB. Aminosäuren, von den Wurzeln in den Sproß transportieren.

Während NO_3^- das Wurzelwachstum hemmt, wenn es innerhalb der Pflanze im Sproß wahrgenommen wird, so fördert NO_3^- das lokale Wurzelwachstum, wenn es lokal im Boden appliziert wird (Drew und Saker, 1975; Granato und Raper, 1989). Auch hier konnte an *Arabidopsis* und Tabak nachgewiesen werden, daß die Pflanze NO_3^- als regulierendes Ion wahrnimmt (Scheible et al., 1997b; Zhang und Forde, 1998).

In Experimenten an *Pinus taeda* und *Pinus ponderosa*, in denen nur Ammonium als Stickstoffressource zur Verfügung gestellt wurde, hat sich gezeigt, daß schon der Export des aufgenommenen Stickstoffes aus den Feinwurzeln heraus eine maßgebliche Rolle für die Allokation spielt (BassiriRad et al., 1996b).

Die Konkurrenz der Enzymsysteme um den Stickstoff ist sehr vielfältig und wurde zum Teil bei der Beschreibung der jeweiligen Prozesse geschildert. Ich möchte hier nur die für den Stickstoff und Kohlenstoffhaushalt wichtigsten Enzymsysteme ansprechen: Enzymsysteme für die Stickstoffaufnahme und -assimilation und Enzymsysteme für die Kohlenstoffassimilation.

Die Expression der Enzymsysteme für Stickstoffaufnahme und -assimilation werden durch NO_3^- induziert, während Glutamin, das erste Produkt der Stickstoff-Assimilation die Expres-

sion hemmt. Moduliert wird diese Regulation durch Produkte der Kohlenstoffassimilation (Kohlenhydrate und Carbonsäuren), die die Expression dieser Enzymsysteme stimulieren, beziehungsweise bei einem Fehlen unterdrücken.

Die Expression der Gene für das Schlüsselenzym der Kohlenstoffassimilation, Rubisco, wird durch die Produkte der Kohlenstoffassimilation (lösliche Kohlenhydrate) gehemmt (Stitt, 1991). Ergebnisse aus vielen Untersuchungen legen dabei nahe, daß diese Hemmung nur unter bestimmten Umständen auftritt, z.B. Mangel an in der Pflanze verfügbarem Stickstoff (Paul und Driscoll, 1997).

An der C₄-Pflanze Mais konnte gezeigt werden, daß die Expression der Gene für die Phosphoenolpyruvat-Carboxylase (das Schlüsselenzym des C₄ Weges der Kohlenstoffassimilation) durch Nitrat im Sproß induziert wird (Sakakibara et al., 1998).

3.2.5 Zusammenfassung

Fixierung

Im Verlauf der biologischen Stickstofffixierung wird N₂ zu NH₄⁺ reduziert. Die Reaktion wird durch das Enzym Nitrogenase in Prokaryoten katalysiert. Nitrogenase enthält in den Redoxzentren Eisen und Mangan oder Vanadium. Die Reduktion ist sehr energieaufwendig, wobei die Energie in den meisten Fällen direkt aus der Photosynthese oder aus der Veratmung von Kohlenhydraten stammt. Die Reaktion an der Nitrogenase wird durch O₂ irreversibel gehemmt. Die Synthese der Nitrogenase wird durch O₂ und durch Glutamin unterdrückt, wobei das Verhältnis von Glutamin zu 2-Oxoglutarat wahrgenommen wird.

Aufnahme

Der größten Anteil an Stickstoff nehmen die Pflanzen in Form von NO₃⁻ und NH₄⁺ durch aktive Transportprozesse aus der Bodenlösung auf; Ausnahme u.a. Leguminosen in Symbiose mit Rhizobien (s.o.). In der Bodenlösung kann die Konzentration an NO₃⁻ und NH₄⁺ im Verlauf der Zeit um mehrere Größenordnungen schwanken. Durch Aufnahme von NO₃⁻ und NH₄⁺ können Wurzeln die Konzentration der beiden Substanzen in einer Lösung bis an die Nachweisgrenze herabsetzen. Die Expression und Aktivität der Transportsysteme wird durch externes NO₃⁻ und NH₄⁺ und durch Kohlenhydratangebot in der Wurzel stimuliert. Gehemmt wird die Expression und Aktivität durch NH₃ in den Wurzeln und Produkte der Stickstoffassimilation: Glutamin und Aminosäuren.

Assimilation

Nitrat wird vor der Assimilation zu Ammonium reduziert. NH₄⁺ wird durch die Glutamin Synthetase an Glutamat gebunden und von dort über die Glutamat Synthase auf 2-Oxosäuren übertragen. Die Expression und Aktivität der Nitrat-Reduktase wird durch Nitrat und Kohlenhydrate induziert und durch Produkte der Stickstoffassimilation und fehlende Kohlenhydrate unterdrückt. Die Expression und Aktivität der Nitrit-Reduktase, Glutamin-Synthetase und Glutamat-Synthase sind so geregelt, daß in der Pflanze immer nur geringe Konzentrationen der giftigen Substanzen Nitrit und NH₄⁺/NH₃ vorliegen, während das nicht giftige NO₃⁻ durchaus in der Pflanze akkumuliert wird, diurnal oder über längere Zeit, wenn die Aufnahme die Reduktion übersteigt.

Allokation

Aufbau und Abbau stickstoffhaltiger Strukturen in der Pflanze sind dynamische Prozesse, die fortwährend stattfinden, so daß die resultierende Allokation nur die momentane Situation darstellt. Die aufbauenden Prozesse konkurrieren dabei um den innerhalb der Pflanze verfügbaren Stickstoff, der innerhalb der Pflanze über Xylem und Phloem mobil ist. Diese Konkurrenz findet auf der Ebene der gesamten Pflanze und Innerhalb der einzelnen Zellen statt. Externes Nitrat in der Bodenlösung fördert das lokale Wurzelwachstum, während Nitrat im Sproß das Wachstum der Wurzeln hemmt. Kohlenhydrate fördern die Expression von Enzymsystemen, die an der Stickstoffaufnahme, -reduktion und -assimilation beteiligt sind, während sie die Expression der Rubisco unterdrücken, wenn die Konzentration an mobilem Stickstoff gering ist. Bei C_4 -Pflanzen induziert NO_3^- im Sproß die Expression der Phosphoenolpyruvat-Carboxylase.

Konzentration

Die Stickstoffkonzentration in der Pflanze kann bei steady-state Bedingungen des Wachstums als Indiz für das langfristige Verhältnis von mobilem Stickstoff zu mobilem Kohlenstoff innerhalb der Pflanze genutzt werden. Auskunft über den aktuellen Stand des Stickstoffstatus hingegen gibt eher das Verhältnis von Glutamin zu Glutamat.

Insgesamt ergibt sich dabei ein sehr einfaches Bild der Regulation des Stickstoffhaushaltes im Zusammenspiel mit dem Kohlenstoffhaushalt: Die Edukte der Stickstoffassimilation und die Produkte der Kohlenstoffassimilation stimulieren die Prozesse der Stickstoffassimilation, während die Produkte der Stickstoffassimilation die Prozesse der Stickstofffixierung, -aufnahme, -reduktion und -assimilation hemmen. Dabei sind die Prozesse so aufeinander abgestimmt, daß möglichst viel Stickstoff aufgenommen werden kann, ohne daß die giftigen Metabolite Nitrit und Ammonium akkumulieren.

3.2.6 Einfluß erhöhter CO_2 -Konzentrationen

Eine erhöhte CO_2 -Konzentration der Atmosphäre kann, so weit bislang bekannt, über drei verschiedene Effekte den Stickstoffhaushalt der Pflanzen beeinflussen:

- Reduktion der Stomatakonduktanz
- Reduktion der Oxygenierungsrate der Rubisco
- Steigerung der Carboxylierungsrate der Rubisco

Eingehend besprochen werden diese Effekte in den Kapiteln 6.3.3 und 3.3.2; hier sollen nur die Auswirkungen auf den Stickstoffhaushalt angesprochen werden.

Reduktion der Stomatakonduktanz:

Die CO_2 -Konzentration der Atmosphäre beeinflußt die Stomatakonduktanz, wobei höhere CO_2 -Konzentrationen häufig, bei ansonsten gleichen Umweltbedingungen, zu einem Schließen der Stomata führen. Daneben wurden an Pflanzen, die unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen aufgewachsen waren, oft eine geringere Dichte der Stomata festgestellt.

Eine geringere Öffnungsweite der einzelnen Stomata bei gleichzeitig geringerer Stomata-dichte führt zu einer geringeren Transpiration pro Blattfläche. Die Transpiration wiederum beeinflusst die Konzentration an NO_3^- und NH_4^+ in der direkten Umgebung der Feinwurzeln (Rhizosphäre), da sie dazu führt, daß die Ionen in der in der Bodenlösung nicht nur über Diffusion, sondern auch mit dem Massenfluß des Transpirationsstroms an die Feinwurzel herangetragen werden. Eine verringerte Transpirationsrate kann somit dazu führen, daß die Konzentration an NO_3^- und NH_4^+ in der Rhizosphäre herabgesetzt ist. Dies wiederum kann sich negativ auf die Aufnahmeraten pro Feinwurzeloberfläche auswirken (Conroy und Hocking, 1993; Vuuren et al., 1997). Dieser Effekt wird bei hohen Stickstoffkonzentrationen in der Bodenlösung bzw. der Nährlösung kaum begrenzend für die Stickstoffaufnahme werden, wohl aber wenn Boden- bzw. Nährlösung nur eine geringe Konzentration an Stickstoff aufweisen (Stitt und Krapp, 1999).

Die Auswirkungen der geschilderten Wirkungskette sind schwer einzuschätzen, da sie durch andere Effekte von erhöhtem CO_2 überlagert werden. Häufig bilden Pflanzen, die unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen wachsen, eine größere Blattfläche, was dazu führt, daß die Reduktion der Transpiration pro Blattfläche durch diese größere Blattfläche ausgeglichen, oder sogar überkompensiert werden kann. Der Transpirationsstrom der gesamten Pflanze, der durch die Wurzel aufgenommen wird, ist also unter erhöhtem CO_2 nicht unbedingt verringert (Kattge, 1996). Auf der anderen Seite bilden Pflanzen unter erhöhtem CO_2 oft größere Wurzeln mit einer größeren Wurzelhaaroberfläche aus. Dies führt dazu, daß sich der gesamte Transpirationsstrom auf eine größere Feinwurzeloberfläche verteilt, so daß der Strom pro Wurzelhaaroberfläche wieder verringert ist.

Reduktion der Oxygenierungsrate der Rubisco:

In einer Atmosphäre mit erhöhter CO_2 -Konzentration ist das Verhältnis von O_2 zu CO_2 zugunsten von CO_2 verschoben. Dieser Unterschied setzt sich bei C_3 -Pflanzen, in eingeschränktem Maß auch bei C_4 - und CAM-Pflanzen, bis direkt in die Umgebung der Rubisco fort. An der Rubisco konkurrieren O_2 und CO_2 um die Bindung an Ribulose-1,5-bisphosphat. Bei der Reaktion von O_2 kommt es zur Oxygenierung des Ribulose-1,5-bisphosphat, das infolgedessen in einen C_2 - und einen C_3 -Körper zerfällt. Aus zwei C_2 -Körpern wird im Zuge des Photorespirationszyklus ein C_3 -Körper regeneriert, der wie der andere C_3 -Körper in den Calvin-Zyklus eingeschleust werden kann. Dabei wird ein Molekül CO_2 freigesetzt. Pro Oxygenierung wird im Reaktionszyklus der Photorespiration in den Mitochondrien ein Molekül NH_3 aus der Aminosäure Glycin freigesetzt. Dieses NH_3 wird über die Enzyme Glutaminsynthetase und Glutamatsynthase wieder assimiliert und an Aminosäuren gebunden (Lea, 1997).

Die Re-Assimilation durch Glutaminsynthetase und Glutamatsynthase beträgt bis zu einem zehnfachen der *de novo*-Assimilation von NH_3 (Leegood, 1996). Eine Verdoppelung der CO_2 -Konzentration der Atmosphäre von 350 ppmV auf 700 ppmV wird die Rate der Photorespiration bei C_3 -Pflanzen in etwa halbieren, wodurch erhebliche Kapazitäten der Glutaminsynthetase und Glutamatsynthase für *de novo*-Assimilation von NH_4^+ freigesetzt werden (Stitt, 1991).

Die Reduktion der Photorespiration kann erklären, daß die Konzentrationen an Ammonium, Glycin, Serin und Glutamin im Blatt unter erhöhtem CO_2 geringer sind als unter aktuellen Konzentrationen (Mery et al., 1997; Geiger et al., 1998, 1999). Da anzunehmen ist, daß Glutamin eine wesentliche Rolle bei der Wahrnehmung des Stickstoffstatus innerhalb der Pflanze besitzt und Stickstofffixierung, -aufnahme, -reduktion und -assimilation hemmen

kann, kann dies einen eminenten Effekt auf die Umsatzraten dieser Prozesse haben (Stitt und Krapp, 1999).

Außerdem wird bei einer geringeren Oxygenierungsrate weniger Enzym für die Katalyse der Reaktionen der Photorespiration benötigt. Der hier nicht mehr benötigte Stickstoff kann an anderer Stelle innerhalb der Pflanze eingebaut werden (Fangmeier und Jäger, 2001; Stitt und Krapp, 1999).

Steigerung der Carboxylierungsrate der Rubisco:

Der wichtigste Effekt einer erhöhten CO_2 -Konzentration ist sicherlich der, daß die Carboxylierungsrate der Rubisco gesteigert wird. Dadurch werden mehr lösliche Kohlenhydrate und Carbonsäuren produziert. 2-Oxo-Carbonsäuren sind die wichtigsten Akzeptoren bei der Assimilation des Stickstoffes.

Viele Untersuchungen haben gezeigt, daß Pflanzen, die unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen aufwachsen, eine höhere Konzentration an löslichen Kohlenhydraten in ihrem Gewebe aufweisen, wobei das Ausmaß von Pflanzenart und Wachstumbedingungen abhängt (Stitt, 1991; Körner et al., 1995; Poorter et al., 1997; Tissue et al., 1997; Körner et al., 1997). Sowohl freie Kohlenhydrate als auch 2-Oxo-Carbonsäuren stimulieren die Prozesse, die mit der Stickstoffassimilation zusammenhängen, indem sie die Expression der relevanten Enzymsysteme fördern und die Aktivität dieser Enzyme steigern. Ein reichliches Angebot an 2-Oxo-Carbonsäuren kann darüberhinaus die Konzentration der Zwischenprodukte der Reaktionskette von Stickstofffixierung, -aufnahme, -reduktion, -assimilation und -einbau gering halten (Purvis et al., 1974; Yelle et al., 1987; Hocking und Meyer, 1985; Mery et al., 1997; Geiger et al., 1998, 1999). Diese Zwischenprodukte haben wichtige regulatorische Wirkungen im Stickstoffhaushalt und wirken in der Regel hemmend auf Stickstofffixierung, -aufnahme, -reduktion und -assimilation. In der Pflanze akkumuliertes NO_3^- wirkt darüberhinaus hemmend auf das Wurzelwachstum.

Eine weitere Wirkung der löslichen Kohlenhydrate liegt in der Unterdrückung der Expression der Rubisco (Stitt, 1991). Der Stickstoff, der dann nicht in Rubisco gebunden ist, steht für andere Enzymsysteme im Blatt (Riviere-Rolland et al., 1996; Rogers et al., 1996) und für andere Organe zur Verfügung. In Zusammenhang mit geringer Konzentration von NO_3^- im Sproß, die das Wurzelwachstum stimuliert, kann dieser Stickstoff in die Transportsysteme der Feinwurzeln investiert werden und zu erhöhter Stickstoffaufnahme beitragen. Da aber die Reaktion des Stickstoffhaushaltes auf erhöhtes CO_2 in erster Linie von der Stickstoffversorgung der Pflanze abhängt (siehe unten), und da diese in den verschiedenen Experimenten mit erhöhtem CO_2 sehr unterschiedlich angelegt ist, gibt es diesbezüglich keine einheitlichen Ergebnisse (Pettersson et al., 1993; King et al., 1996; Gebauer et al., 1996; Tissue et al., 1997; Baxter et al., 1997; Drake et al., 1997).

Wirkung erhöhter CO_2 -Konzentrationen auf die Gesamt-Pflanze:

Obwohl man sich vor einer zu starken Vereinfachung der Zusammenhänge im Zusammenspiel von Stickstoffhaushalt und Kohlenstoffhaushalt hüten sollte, kann man doch sagen, daß die Auswirkungen erhöhter CO_2 -Konzentrationen auf den Stickstoffhaushalt in erster Linie durch den aktuellen Zustand der Stickstoffversorgung vorgegeben sind (Stitt und Krapp, 1999):

Wachsen Pflanzen bei sehr guter Stickstoffversorgung auf, so ist der Stickstoffhaushalt durch gebremste Stickstoffaufnahme, hohe Konzentration an Stickstoffmetaboliten (Nitrat,

Glutamin, Aminosäuren, Proteine) und geringe Konzentrationen an löslichen Kohlenhydraten gekennzeichnet. Bei Wachstum unter erhöhtem CO_2 nehmen sie meist mehr Stickstoff auf, die Konzentration an Stickstoffmetaboliten bleibt hoch. Obwohl die Konzentration an Kohlenhydraten ansteigt, haben die Kohlenhydrate unter diesen Bedingungen keine hemmende Wirkung auf die Expression der Rubisco. Konzentration und Aktivität von Rubisco und anderen Enzymen der Kohlenstoffassimilation bleiben hoch. Die Allokation des Stickstoffes in die Wurzeln bleibt gering, in die Blätter hingegen hoch.

Wachsen Pflanzen bei stark limitierender Stickstoffversorgung auf, so ist der Stickstoffhaushalt auch unter aktuellen CO_2 -Konzentrationen durch eine Stickstoffaufnahme, die durch das Angebot an Stickstoff begrenzt ist, geringe Konzentrationen an Stickstoffmetaboliten in der Pflanze und hohe Konzentration an löslichen Kohlenhydraten gekennzeichnet. Der Anteil an Stickstoff in der Wurzel ist hoch, der im Blatt gering. Unter erhöhter CO_2 -Konzentration ändert sich nicht viel.

Wachsen Pflanzen hingegen bei einer angemessenen Stickstoffversorgung auf, so ist der Stickstoffhaushalt durch ausgeglichene Konzentrationen an löslichen Stickstoffverbindungen und an löslichen Kohlenhydraten gekennzeichnet. Unter erhöhter CO_2 -Konzentration akkumulieren Kohlenhydrate und die Konzentration an Metaboliten der Stickstoffassimilation geht zurück - mit allen oben beschriebenen Folgen: Reduktion der Expression der Rubisco, Stimulation der Transportenzyme in den Feinwurzeln und Stimulation des Wurzelwachstums, damit verbunden eine Verschiebung der Allokation des Stickstoffes weg vom Blatt hin zur Wurzel.

3.3 Prozesse im Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen

Auf der Basis des konzeptionellen Modelles in Abbildung 2.2 soll der Stand des Wissens über die physiologischen Hintergründe für folgend Prozesse dargestellt werden:

1. Stomatakonduktanz
2. Assimilation
3. Respiration

3.3.1 Regulation der Stomatakonduktanz

Die regulierbaren Spaltöffnungen der Pflanzen werden als Stomata bezeichnet. Sie verbinden das Pflanzeninnere mit der Außenluft und sind charakteristisch für die cutinisierten Epidermen an Sproß und Blatt der Sproßpflanzen. Da die Epidermis mit ihrer wachsartigen Cutinauflage ansonsten für Wasser- und Gasaustausch nahezu undurchlässig ist, sind die Stomata die Regulatoren des Gasaustausches der Pflanzen mit der Umgebung. Tagsüber gelangt CO_2 durch die Spaltöffnungen ins Blattinnere, indem es dem Konzentrationsgradienten folgt, der durch den CO_2 -Verbrauch der Photosynthese aufgebaut wird. Im Dunkeln überwiegt die Respiration und erzeugt im Blattinneren beträchtliche Konzentrationen an CO_2 , so daß CO_2 durch die Stomata entweicht. Die Luft in den interzellulären Zwischenräumen im Blattinneren ist fast immer feuchter als die Außenluft, so daß auch der Wasserdampf nach außen diffundiert, sobald die Stomata geöffnet sind.

Der Wasserdampf- und CO_2 -Austausch durch die Spaltöffnungen beruht auf Diffusion, die durch das erste Ficksche Diffusionsgesetz beschrieben werden kann:

$$\frac{dm}{dt} = -D \cdot q \cdot \frac{\delta c}{\delta x}$$

Die Diffusionsrate (diffundierende Substanzmenge dm im Zeitabschnitt dt , ein Fluß) ist umso größer, je steiler das Konzentrationsgefälle ($\delta c / \delta x$) entlang einer senkrecht zur Fläche q stehenden Koordinate x und je größer die Austauschfläche q ist. Die Diffusionskonstante D ist unter isothermen und isobaren Bedingungen substanzspezifisch und charakteristisch für das Medium, in dem die Diffusion erfolgt. Je nachdem worauf die Austauschfläche q bezogen wird, beschreibt die Gleichung den Fluß durch eine Spaltöffnung, oder durch die Summe aller Spaltöffnungen bezogen auf eine bestimmten Blattfläche, oder ein bestimmtes Blattgewicht.

Die maximale Konduktanz eines Blattes wird durch die Anzahl und den maximalen Öffnungsquerschnitt der Stomata festgelegt. Die aktuelle Konduktanz wird durch den Öffnungsgrad der Stomata an die Situation der Pflanze angepaßt. Faßt man Diffusionskonstante D , Austauschfläche q und Diffusionsstrecke δx zusammen, so erhält die Gleichung folgende Form:

$$\frac{dm}{dt} = g \cdot \delta c \approx g \cdot \Delta c \approx g \cdot (C_a - C_i)$$

Der Proportionalitätsfaktor g wird als Leitfähigkeit oder Konduktanz bezeichnet. Die Leitfähigkeit hat die gleiche Einheit wie der Fluß, bei einem Bezug auf die Blattfläche: $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ihr Kehrwert ist der Widerstand r .

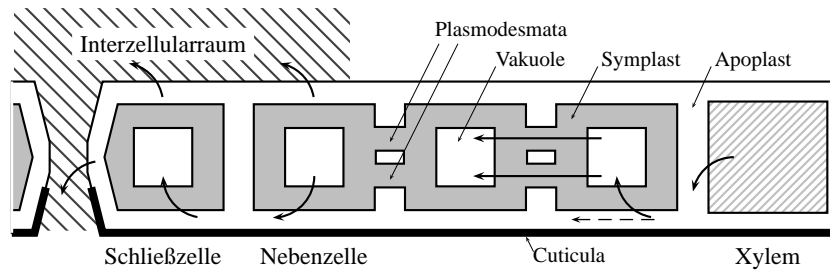


Abbildung 3.1: Modellvorstellung zum Wassertransport im Blattgewebe. Der Transpirationsstrom gelangt vom Xylem in den Apoplasten. Ein Großteil fließt durch den Symplast von Vakuole zu Vakuole und tritt erst am Ort der Transpiration (bei den Nebenzellen und Schließzellen) wieder aus. Ein kleinerer Teil nimmt den Weg direkt durch den Apoplast. Aus einem Teil der Zellwand der Schließzellen kann Wasser auch außerhalb der Engstelle verdunsten, Pfeil ganz links (Hoffstadt, 2000).

Jedes Stoma besteht aus zwei Schließzellen, die nur an ihren Enden fest miteinander verbunden sind, während die mittleren Bereiche durch einen Spalt voneinander getrennt sind. Der Spalt stellt durch Epidermis und Cuticula hindurch die Verbindung zwischen Außenluft und Interzellularraum dar, der unterhalb der Stomata eine sogenannten Atemhöhle bildet. Die Weite des Spaltes wird maßgeblich durch Verformung der Schließzellen reguliert: der Spalt ist umso weiter geöffnet je höher der Turgor der Schließzellen ist, wobei zunächst der Gegendruck der benachbarten Zellen (Nebenzellen) überwunden werden muß.

Die Hauptbeiträge zum hydrostatischen Druck der Zellen liefern das osmotische Potential und das Matrixpotential der Zellwand. Wasserbewegungen folgen fallendem Wasserpotential, so daß Schließ- und Nebenzellen im Gleichgewicht das gleiche Wasserpotential aufweisen wie der umgebende Apoplast. Da ein Großteil der Transpiration aus den Zellwänden der Schließ- und Nebenzellen in die Atemhöhle erfolgt fällt das Wasserpotential vom Xylem über mehrere Zellen zum Apoplast an der Atemhöhle kontinuierlich ab (Tyree und Yanoulis, 1980). Das Wasserpotential in Schließ- und Nebenzellen richtet sich passiv nach dem Wasserpotential am Ort der Transpiration und wird somit durch die Transpiration beeinflusst (Cowan, 1977). Ein kleiner Teil der Transpiration erfolgt nicht durch die Spaltöffnung hindurch, sondern zum einen an der Außenwand der Schließzellen (peristomatäre Transpiration), zum anderen durch die Cuticula hindurch (cuticuläre Transpiration) (siehe Abbildung 3.1).

Aktives Öffnen und Schließen der Stomata geschieht durch Import und Export osmotisch wirksamer Substanzen in die Schließzellen oder ihrer Synthese am Ort. Die transportierten Ionen werden dabei mit den benachbarten Zellen ausgetauscht. Da ausgewachsene Schließzellen keine Plasmodesmata zu den Nachbarzellen besitzen, erfolgt jeder Transport über den Apoplasten und durch die Zellmembran. Das Transportsystem im Plasmalemma besteht aus einer ATP-getriebenen Protonenpumpe, zwei K^+ -Kanälen, von denen einer einwärts und einer auswärts gerichtet ist, einem Cl^- -Kanal und vermutlich einem $(2H^+:Cl^-)^+$ -Symporter (MacRobbie, 1987; Gradmann et al., 1993). Die Ionen werden über die Transporter in die Schließzelle hinein und heraus bewegt, wobei das Zusammenspiel von Pumpen und Kanälen durch Umweltfaktoren beeinflusst wird. Der Nettoeffekt ist ein aktives Hineinpumpen von Ionen beim Öffnen gegen den wachsenden Konzentrationsgradienten sowie ein passives Ausströmen von Ionen beim Schließen. Die ausströmenden Ionen werden zum großen Teil in den Nebenzellen und ihrer Nachbarschaft aufgenommen, ein kleinerer Teil verbleibt im Apoplast.

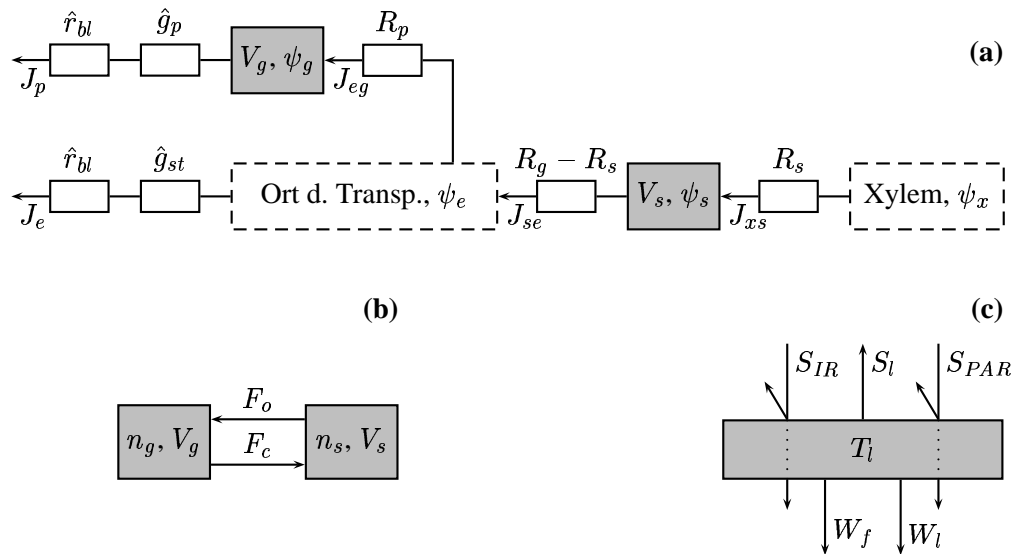


Abbildung 3.2: Strukturdiagramme der Teilsysteme der Stomataregulation auf Porenebene. Pools sind grau hinterlegt. (a) Der Wasserhaushalt mit den Zustandsgrößen V_g und V_s und den Wasserpotentialen ψ , die die Flüsse J antreiben. Vereinfachtes Ersatzschaltbild. Alle Größen bezogen auf die Pore. \hat{r}_{bl} Grenzsichtwiderstand; \hat{g}_p , \hat{g}_{st} Leitfähigkeiten der peristomatären bzw. stomatären Transpiration; R_p , $R_g - R_s$, R_s hydraulische Widerstände. Die Kapazität der gestrichelten Kompartimente wird nicht berücksichtigt. (b) Der Ionenhaushalt mit den Zustandsgrößen n_g und n_s , ebenfalls pro Pore. F_o , F_c öffnender und schließender Ionenfluß. (c) Der Energiehaushalt mit der Zustandsgröße T_l . Der Anteil Strahlungsbilanz besteht aus reflektierter, absorbierter und transmittierter infraroter Strahlung S_{IR} und sichtbarer Strahlung S_{PAR} und emittierter Strahlung S_l des Blattes. Weitere Teile der Energiebilanz sind die Flüsse fühlbarer (W_f) und latenter (W_l) Wärme. Alle Größen pro m^2 (Hoffstadt, 2000).

Die Öffnungsweite der Stomata wird von den Pflanzen an die aktuellen Umweltbedingungen angepaßt. Dabei reagieren die Stomata vornehmlich auf die Umweltfaktoren Luftfeuchte, Licht, Bodenwasser, Blatttemperatur und CO_2 . Aus vielen Untersuchungen ist der Einfluß dieser Hauptfaktoren qualitativ bekannt: alle Faktoren bis auf CO_2 begünstigen das Öffnen der Stomata. Vereinfachend kann man annehmen, daß die öffnenden Umweltfaktoren Licht, Bodenwasser und Temperatur die energiebedürftigen, einwärts gerichteten Ionenpumpen steuern, während der schließende Faktor CO_2 auf die auswärts gerichteten Ionenkanäle wirkt. Der Einfluß der Luftfeuchte ist noch nicht gut erklärt, möglicherweise wirkt sie passiv über die stomatäre Transpiration indem sie das Wasserpotential des Apoplasten herabsetzt, oder über die peristomatäre Transpiration, indem sie direkt den Turgor der Schließzellen verringert.

Durch die Regulation der Stomata wird die Transpiration der Pflanze gesteuert. Dies wiederum hat einen maßgeblichen Einfluß auf die Blatttemperatur, da die sogenannte Transpirationsskühlung vor allem bei direkter Sonnenstrahlung oder hohen Temperaturen die Blatttemperatur erheblich herabsetzen kann. Die Blatttemperatur wiederum hat einen Einfluß auf den Potentialgradienten zwischen der Luftfeuchte in der Atemhöhle und der Atmosphäre und somit auf die Transpiration. Das Gesamtsystem der Stomata besteht also aus drei Teilsystemen, die in Abbildung 3.2 schematisch dargestellt sind:

- Teilsystem Wasserhaushalt (Abb. 3.2 (a))
- Teilsystem Ionenhaushalt (Abb. 3.2 (b))
- Teilsystem Energiehaushalt (Abb. 3.2 (c))

Für eine detaillierte Beschreibung der Regulation der Stomatakonduktanz möchte ich auf die Dissertation von Johannes Hoffstadt verweisen, aus der ich wesentliche Teile dieser Darstellung übernommen habe. Ausgehend von der Analyse der Stomataregulation hat er in seiner Arbeit ein Modell entwickelt, das die Mechanismen der Regulation in Bezug auf die verschiedenen Umweltfaktoren berechnet (Hoffstadt, 2000).

Einfluß von CO₂ auf die maximale Stomatakonduktanz

Die maximale Stomatakonduktanz wird durch Größe, Form und Dichte der Stomata auf der Blattoberfläche bestimmt. Schließzellen sind Idioblasten der Epidermis, die im Verlauf des Wachstums der Blätter aus Meristemoiden hervorgehen. Größe, Form und Dichte der Stomata sind daher zum einen genetisch vorgegeben, zum anderen durch die Umweltbedingungen während des Wachstums bedingt. Hierbei sind insbesondere Licht und Stickstoffversorgung der Pflanze von Bedeutung (Woodward, 1987; Schulze et al., 1994).

Daneben wird ein Einfluß der CO₂-Konzentration der Atmosphäre auf Größe, Form und Dichte der Stomata diskutiert. Die Stomatadichte wurde unter anderem an Blättern untersucht, die zwischen 1700 und 1997 im Freiland gewachsen sind, also bei CO₂-Konzentrationen, die geringer als die heutigen waren. Hierbei wurde entweder Material aus Herbarien genutzt (Woodward, 1987; Penuelas und Matamala, 1990) oder Messungen der aktuellen Stomatadichte wurden mit Messungen zu Beginn des letzten Jahrhunderts verglichen (Beerling und Kelly, 1997). Die Ergebnisse zeigen, daß im Verlaufe dieser Jahre eine signifikante Reduktion der Stomatadichte zu beobachten ist. Hierbei wurde die stärkste Reduktion vor dem 20. Jahrhundert beobachtet, also bei CO₂-Konzentrationen, die von ca. 280 ppmV auf ca. 320 ppmV angestiegen sind (Woodward, 1994).

Bei Experimenten mit erhöhten CO₂-Konzentrationen und Untersuchungen im Freiland in der Nähe von CO₂-Quellen wird überwiegend eine weitere Reduktion der Stomatadichte mit steigender CO₂-Konzentration beobachtet (Madsen, 1973; Oberbauer et al., 1985; Woodward, 1986, 1987; Woodward und Bazzaz, 1988; Radoglou und Jarvis, 1990; Paoletti und Raschi, 1998; Beerling et al., 1998; Maroco et al., 1999; Tognetti et al., 2000). Andererseits tritt in einigen Experimenten keine oder nur eine sehr geringe Änderungen der Stomatadichte auf (Case et al., 1998; Apple et al., 2000; Poole et al., 2000).

Eine Erklärung für die gegenläufigen Ergebnisse mag in den Arbeiten von Penuelas und Matamala (1990) und Ferris et al. (2001) zu finden sein. Penuelas und Matamala untersuchten neben der Stomatadichte den Anteil der Stomata an der Gesamtzahl der Epidermiszellen. Dieser änderte sich im Gegensatz zur Stomatadichte mit dem CO₂-Anstieg im Verlauf der Jahre kaum. Die Stomatadichte pro Blattfläche verringerte sich also, weil die Epidermiszellen zwischen den Stomata größer wurden. Ferris et al. untersuchten an drei Pappelarten Blatt- und Zellgrößen bei erhöhter CO₂-Konzentration. Die größeren Blattflächen waren bei *Populus euamericana* und *Populus nigra* auf größere Epidermiszellen und mehr Zellen zurückzuführen, während die Zellgröße bei *Populus alba* unverändert blieb, der Zuwachs an Blattfläche ausschließlich durch eine größere Anzahl an Zellen zustande kam. Die Blätter wiesen unter erhöhtem CO₂ höhere Aktivität des Enzyms Xyloglucan-Endotransglycolase auf, ein Enzym, daß die Zellwand plastischer werden läßt, was die Entwicklung größerer Zellen begünstigen.

Unter erhöhten CO₂-Konzentrationen entwickeln sich häufig geringere Konzentrationen an Stickstoff in der Biomasse der Blätter. In der Untersuchung von Penuelas und Matamala (1990) geht die Reduktion der Stomatadichte mit einer Reduktion der Stickstoffgehalte

einher. Schulze et al. (1994) zeigen, daß bei aktueller CO₂-Konzentration die maximale Stomatakonduktanz eng mit der Stickstoff-Konzentration der Blätter gekoppelt ist. Dies wirft die Frage auf, ob die Reduktion der Stomatadichte unter erhöhtem CO₂ eine Folge der geringeren Stickstoff-Konzentrationen in den Blättern ist.

Einfluß von CO₂ auf die Regulation der Öffnungsweite

Die eigentliche Regulation des Gaswechsels erfolgt durch die Veränderung der Öffnungsweite der Stomata und damit der Stomatakonduktanz. Dabei wird die Öffnungsweite vornehmlich an die Umweltfaktoren Licht, Luftfeuchte, Bodenwasser, Blatttemperatur und CO₂ angepaßt. Bei der Reaktion auf einen dieser Umweltfaktoren handelt es sich immer um die Reaktion des Systems, die durch die Situation der anderen Umweltfaktoren beeinflusst wird.

Eine veränderte CO₂-Konzentration der Umgebungsluft beeinflusst die relative Reaktion der Stomata gegenüber Licht und Bodenfeuchte nur gering, bestimmt aber die mögliche Reaktionsspanne (Morison und Gifford (1983), eigene Messungen). Die Reaktion der Stomata auf CO₂ hingegen wird wesentlich durch die Umweltfaktoren Licht und Bodenwasser beeinflusst: sowohl die Reaktionsspanne als auch die relative Reaktion. Bei negativerem Bodenwasserpotential und/oder geringerer Lichtintensität reagieren die Stomata verstärkt auf erhöhte CO₂-Konzentrationen (Morison und Gifford (1984), Eamus und Jarvis (1989), Bunce (2000), eigene Messungen).

Diese Kopplung der Reaktion der Stomata auf CO₂ an die momentane Situation der Umweltfaktoren Licht und Bodenwasser mag eine Ursache für die enormen Unterschiede sein, die für die Reaktion der Stomata auf CO₂ in verschiedenen Experimenten ermittelt wurden. Morison und Gifford (1984) beobachteten an 16 landwirtschaftlichen Nutzpflanzen, daß Wachstum bei ca. 750 ppmV CO₂ zu einer Reduktion der Konduktanz um 36% gegenüber Wachstum bei 360 ppmV führt. Field et al. (1995) ermittelte in einer Zusammenfassung von 29 Experimenten an 23 Baumarten eine Reduktion der Stomatakonduktanz um 23% für das Heranwachsen bei doppelter CO₂-Konzentration. Dabei schwanken die Ergebnisse zwischen einer Zunahme um +36% (*Liriodendron tulipifera* Norby und O'Neill (1991)) und einer Abnahme um -87% (*Cecropia obtusifolia* Reekie und Bazzaz (1989)). Auch bei verschiedenen Experimenten an derselben Art traten z.T. sehr große Unterschiede auf: *Liriodendron tulipifera* +36% (Norby und O'Neill, 1991) und -44% (Williams et al., 1986); *Quercus rubra* +22% (Dixon et al., 1995) und -34% (Williams et al., 1986). Curtis et al. (1995) ermittelten in einer Übersicht von Ergebnissen aus verschiedenen Experimenten mit Bäumen keinen durchgehenden Effekt des Umgebungs-CO₂ auf die Stomatakonduktanz.

Es ist daher notwendig die Reaktionen auf die verschiedenen Umweltfaktoren zu entkoppeln. Dies ist mit dem Modell zur Regulation der Stomatakonduktanz von Hoffstadt möglich (Hoffstadt, 2000).

Abzugrenzen von der Reduktion der Stomata bei erhöhter CO₂-Konzentration ist die Frage, ob Stomata sich langfristig an erhöhte CO₂-Konzentrationen anpassen und dann anders auf CO₂ reagieren als Stomata, die unter geringeren CO₂-Konzentrationen gewachsen sind. Dies ist eine Frage, die in der aktuellen Forschung noch kontrovers diskutiert wird (Chen et al., 1995; Talbott et al., 1996; Santrucek und Sage, 1996; Heath, 1998; Rey und Jarvis, 1998; Tognetti et al., 2000; Bunce, 2001; Medlyn et al., 2001). Eine Ursache dafür ist eventuell die methodische Schwierigkeit, die verschiedenen Einflüsse auf die Regulation der Stomatakonduktanz zu trennen, da bei diesen Experimenten neben den Umweltfaktoren zusätzlich der

Zustand der Pflanzen verändert sein kann, insbesondere Stickstoffkonzentration und Photosynthesevermögen.

Daneben wird in letzter Zeit ein Einfluß von löslichen Kohlenhydraten auf die Reaktion der Schließzellen beschrieben. Bei erhöhten Konzentrationen an Kohlenhydraten soll das Schließen der Stomata begünstigt werden. Somit wäre ein Mechanismus für einen indirekten Einfluß erhöhter CO_2 -Konzentrationen auf die Stomatakonduktanz gegeben (Ewert et al., 2000).

3.3.2 Photosynthese

Die Photosynthese ist der Prozeß, durch den Organismen Lichtenergie in chemische Energie in Form von Reduktionsäquivalenten (NADPH, NADH) und ATP umwandeln und diese Energie nutzen um Kohlenstoff aus CO_2 zu assimilieren.

Die Umwandlung von Lichtenergie in Reduktionsäquivalente und ATP wird als Lichtreaktion der Photosynthese bezeichnet. Sie findet in den Lichtsammelfallen und Photosystemen statt. Diese sind in die Thylakoidmembranen der Chloroplasten eingebaut. Die Reduktion von CO_2 und Produktion von Kohlenhydraten erfolgt in einer Reaktionskette, die als Calvin-Zyklus bezeichnet wird. Die Enzyme des Calvin-Zyklus befinden sich im Stroma der Chloroplasten. Der Calvin-Zyklus kann in drei Phasen unterteilt werden: Carboxylierung, reduzierende Phase, regenerierende Phase (Libbert, 1987):

- **Carboxylierung:** Ribulose-1,5-bisphosphat (RubP) wird an das aktive Zentrum des Enzyms Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) gebunden und in eine aktivierte Form gebracht. CO_2 bindet an das aktivierte RubP, es entsteht 2-Carboxy-3-keto-D-arabinit-1,5-bisphosphat, welches sofort hydrolytisch in zwei Moleküle 3-Phosphoglycerat (PGA) zerfällt.
- **Reduzierende Phase:** PGA wird unter Verwendung von ATP und NADPH aus dem Lichtprozeß zu Glycerinaldehyd-3-Phosphat (GA3P) reduziert.
- **Regenerierende Phase:** Jedes sechste GA3P-Molekül wird aus dem Calvin-Zyklus abgezweigt, die übrigen fünf werden über viele Zwischenstufen zu drei Molekülen RubP umgewandelt.

Die Produkte des Calvin-Zyklus werden aus den Chloroplasten exportiert oder in den Chloroplasten als sogenannte „Assimilationsstärke“ gespeichert. Die Assimilate verlassen die Chloroplasten überwiegend als Dihydroxyacetonphosphat (DHAP) im Austausch gegen anorganisches Phosphat über ein Transport-Enzym in der inneren Chloroplastenhülle. Falls im Cytosol nicht genügend anorganisches Phosphat aus dem Umbau der Triosephosphate zu Saccharose freigesetzt wird, verarmt erst das Cytoplasma und später das Stroma an Phosphaten. Dies führt zunächst zu einer Inhibition der Photophosphorylierung und im Folgenden dazu, daß DHAP nicht weiter exportiert, sondern im Stroma der Chloroplasten zu Assimilationsstärke umgebaut wird, wodurch das Phosphat direkt freigesetzt wird (Lea, 1997).

Die Carboxylierung im Calvin-Zyklus und damit nahezu der gesamte Kohlenstofffluß aus der Atmosphäre in die Biosphäre wird durch das Enzym Rubisco katalysiert. Mit einer Größe von ca. 500 kDalton ist Rubisco ein relativ großes Protein; es ist überwiegend im Stroma der Chloroplasten gelöst, ein Teil ist an Thylakoidmembranen gebunden. Da die Aktivität

der Rubisco im Vergleich zu anderen Enzymen gering ist (drei Umsätze pro Sekunde gegenüber 1000 Umsätzen pro Sekunde (Alberts et al., 1994)) und da neben der Carboxylierung als Konkurrenzreaktion eine Oxygenierung des Ribulose-1,5-bisphosphat mit nachfolgender Freisetzung von Kohlenstoff stattfindet, ist die Rubisco in vergleichsweise großer Menge in den Pflanzen vorhanden. Sie macht 50-70% des löslichen Proteins im Blatt aus, das entspricht ca. 25% des gesamten Proteins im Blatt. Somit beansprucht dieses Enzym einen großen Anteil des für die Pflanze verfügbaren Stickstoffes und spielt eine Schlüsselrolle in der Verknüpfung von Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt.

Neben der Carboxylierung katalysiert die Rubisco die Oxygenierung von Ribulose-1,5-bisphosphat. Der Angriff des O_2 geschieht kompetitiv zu dem Angriff des CO_2 auf das an die Rubisco gebundene, aktivierte Ribulose-1,5-bisphosphat. Das Produkt zerfällt dann in einen C_3 und einen C_2 -Körper. Während das C_3 -Molekül in den Calvin-Zyklus eingebunden werden kann, wird aus zwei C_2 -Körpern unter Freisetzung von CO_2 ein C_3 -Körper gebildet. Diese Reaktionsfolge wird wegen der Abgabe von CO_2 als Photorespiration bezeichnet.

Unter den Bedingungen die in den Zellen herrschen katalysiert die Rubisco sowohl die Carboxylierung als auch die Oxygenierung. Durch die Photorespiration gehen dadurch je nach Umweltbedingung 10% bis 60% des fixierten Kohlenstoffes wieder verloren. Bei einer Verdoppelung der CO_2 -Konzentration wird eine Halbierung dieser Verluste gemessen (Stitt, 1991). Neben den Konzentrationen von CO_2 und O_2 beeinflusst die Temperatur das Verhältnis von Carboxylierung zu Oxygenierung. Hohe Temperaturen fördern die Oxygenierung auf zwei Arten: zum einen nimmt mit steigenden Temperaturen die Löslichkeit von CO_2 in Wasser schneller ab als die von O_2 , zum anderen benötigt die Reaktion des aktivierten Ribulose-1,5-bisphosphat mit O_2 eine höhere Aktivierungsenergie und ist deshalb stärker temperaturempfindlich als die Carboxylierung (Lea, 1997).

Sowohl Menge als auch Aktivität der Rubisco werden von der Pflanze fein reguliert. Stitt (1991) beobachtete, daß hohe Konzentrationen an Kohlenhydraten im Blatt die Expression der Rubisco-Gene hemmen. Da die Konzentration der löslichen Kohlenhydrate an die Konzentration der löslichen Stickstoffverbindung gekoppelt ist, ist die Expression der Rubisco hiermit an den aktuellen Zustand sowohl des Kohlen- als auch des Stickstoffhaushaltes gekoppelt (Paul und Driscoll, 1997). Die Halbwertszeit des Proteinturnover der Rubisco beträgt fünf bis sechs Tage (Simpson, 1981), somit wird durch die Regulation der Rubisco-menge eine grobe Anpassung auf der zeitlichen Basis von Tagen bis Wochen erreicht.

Die Aktivität der Rubisco in vivo wird an die Umweltbedingungen im Verlaufe des Tages angepaßt und hauptsächlich durch das Enzym Rubisco-Aktivase reguliert. Rubisco-Aktivase ist beteiligt an der Aktivierung der Rubisco, indem es die Carbamylierung der Rubisco und die Bildung eines Komplexes mit Mg^{2+} katalysiert. Daneben befreit sie unter ATP-Verbrauch das aktive Zentrum der Rubisco von Inhibitoren. Als Inhibitor wirkt zum einen Ribulose-1,5-bisphosphat selbst, sofern es am nicht aktivierten Enzym gebunden ist, zum anderen Substanzen, die der Ribulose-1,5-bisphosphat ähnlich sind: 2-Carboxyarabinitol-1-Phosphat wirkt als nächtlicher Inhibitor, D-glycero-2,3-pentodiulose-1,5-bisphosphat wirkt tagsüber als Inhibitor, daneben verschiedene Substanzen, die durch „Fehler“ der Carboxylierungsreaktion entstehen (3-Ketoarabinitol-1,5-bisphosphat, Xylulose-1,5-bisphosphat). Über die Regulation der Aktivität der Aktivase wird angenommen, daß sie durch ATP und Thioredoxin reguliert wird, während ihre Menge durch die Konzentration an Kohlenhydraten beeinflusst wird (Foyer, 2000; Pego et al., 2000).

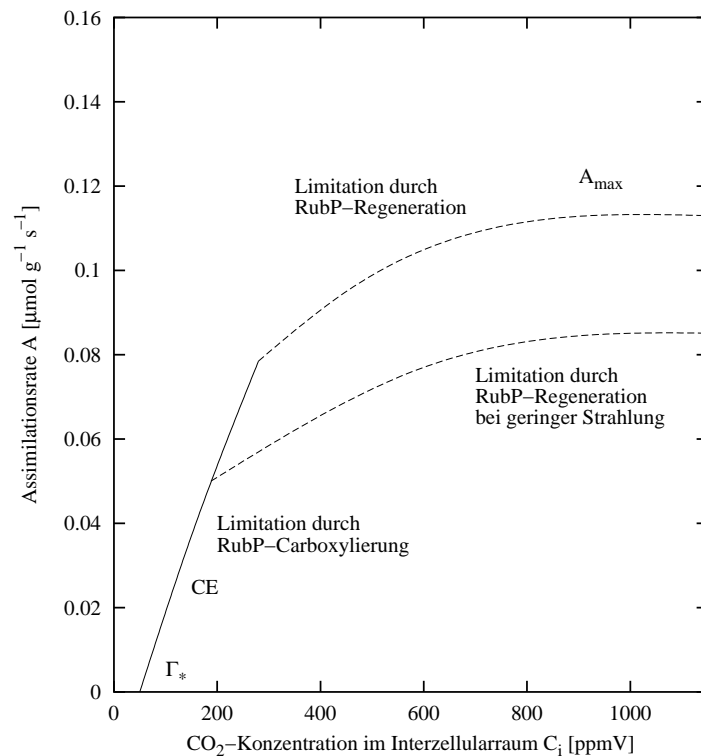


Abbildung 3.3: Abhängigkeit der Photosyntheserate (A) von der CO_2 -Konzentration im Interzellularraum (C_i). Die Kurve zeigt schematisch den Zusammenhang von A und C_i , basierend auf dem Photosynthesemodell von Farquhar et al. (1980) erweitert durch Sage (1994). Am CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_*) gleicht die Carboxylierung die CO_2 -Freisetzung durch Photorespiration gerade aus. Im Bereich geringer CO_2 -Konzentrationen wird die Photosynthese durch Menge und kinetische Eigenschaften der Rubisco bestimmt. Die Photosyntheserate steigt annähernd linear mit C_i , die Steigung wird als Carboxylierungseffizienz (CE) bezeichnet. Bei höherem C_i wird die Photosynthese durch die Elektronentransportkapazität der Photosysteme begrenzt, die Photosyntheserate wird durch die Regeneration von Ribulose-1,5-Bisphosphat (RubP) bestimmt. Aber auch im Bereich der RubP-Limitation steigt die Netto-Photosynthese mit steigender CO_2 -Konzentration, da das Verhältnis von Carboxylierung zu Oxygenierung sich weiterhin verschiebt. Oberhalb von ca. 700 ppmV ist kaum noch eine Steigerung der Photosyntheserate mit steigendem C_i zu beobachten (Farquhar und von Caemmerer, 1982; Fangmeier und Jäger, 2001).

Einfluß von CO_2 auf die Photosynthese

Die Photosynthese bzw. Assimilation wird durch Menge und Aktivität der Rubisco, durch die Konzentration der Substrate CO_2 , O_2 , durch die Regeneration des dritten Substrates: Ribulose-1,5-Bisphosphat (RubP) und durch die Temperatur bestimmt (Farquhar et al., 1980; Sage, 1994).

Der Einfluß von CO_2 auf die Photosynthese hat, abgesehen von Aspekten der Evolution, zwei zeitliche Skalen: zum einen die direkte Abhängigkeit der Photosynthese von der CO_2 -Konzentration im Interzellularraum (C_i), zum anderen die langfristige Abhängigkeit im Verlauf des Wachstums auf des Basis von Stunden bis Wochen (Akklimatisierung der Photosynthese). In Meßreihen mit verschiedenen CO_2 -Konzentrationen kann die Abhängigkeit der Assimilation von (C_i) bestimmt werden. Ein schematisches Beispiel einer solchen A - C_i -Kurve ist in Abbildung 3.3 dargestellt.

Am CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_*) gleicht die CO_2 -Assimilation durch Carboxylierung die CO_2 -Freisetzung durch Photorespiration gerade aus. Im Bereich geringer CO_2 -Konzentrationen wird die Photosynthese durch Menge und kinetischen Eigen-

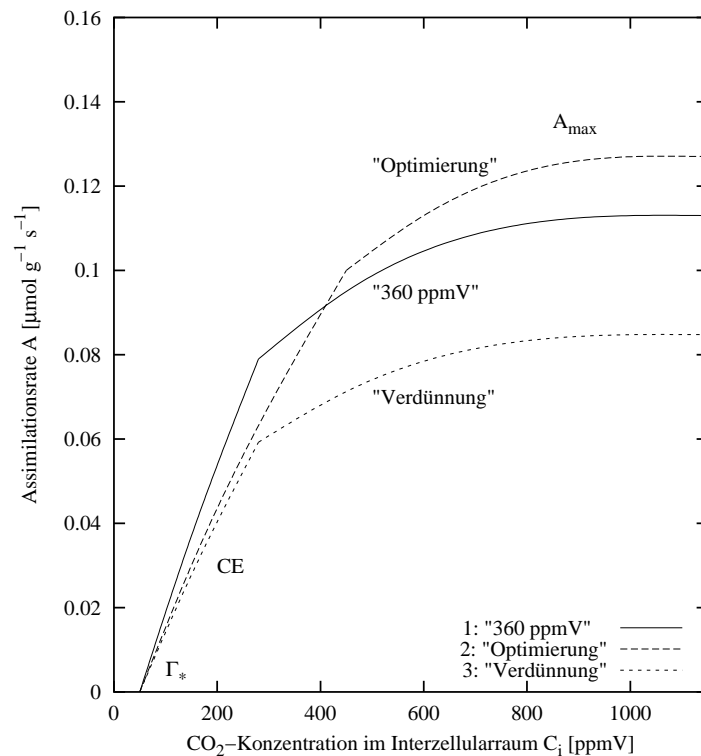


Abbildung 3.4: Akklimation der Photosyntheserate (A) an erhöhte CO_2 -Konzentration. Die Kurven zeigen schematisch den Zusammenhang von A und C_i , basierend auf dem Modell von Farquhar und von Caemmerer (1982). Die mit „Optimierung“ bezeichnete Kurve zeigt die Auswirkung einer Verlagerung des Stickstoffes innerhalb des Blattes bei unveränderter Stickstoffkonzentration nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 : geringere Konzentration an Rubisco daher geringere Carboxylierungseffizienz (CE), aber höhere Konzentration an Enzymen für die Lichtreaktion daher höhere maximale Netto-Photosyntheseraten. Die Kurve „Verdünnung“ zeigt die Auswirkung einer gleichmäßigen Verringerung der Konzentration an Enzymen im Blatt um 25%. Sowohl die Carboxylierungseffizienz als auch die maximale Photosyntheserate ist um 25% reduziert. Bei einem Bezug der Photosyntheserate auf den Stickstoffgehalt heben sich die Unterschiede zur 360er Variante bei einer angenommenen Verdünnung auf, bei angenommener Optimierung bleiben sie bestehen (Sage, 1994; Webber et al., 1994; Fangmeier und Jäger, 2001).

schaften der Rubisco bestimmt (Rubisco-Limitation). Die Photosyntheserate steigt annähernd linear mit C_i , die Steigung wird als Carboxylierungseffizienz (CE) bezeichnet. Bei höherem C_i begrenzt zunehmend die Regeneration von RubP die Photosynthese, wobei zunächst ATP und NADPH aus der Lichtreaktion limitierend wirken (Limitation durch Licht oder bei Lichtsättigung Limitation durch die Elektronentransportkapazität der Photosysteme). Auch im Bereich der Lichtlimitation steigt die Photosynthese mit steigendem C_i , da sich das Verhältnis von Carboxylierung zu Oxygenierung weiterhin verschiebt. Oberhalb von ca. 700 ppmV ist allerdings kaum noch eine Steigerung der Photosyntheserate mit steigendem C_i zu beobachten (Farquhar und von Caemmerer, 1982). Bei sehr hohen CO_2 -Konzentrationen kann ein Mangel an Phosphat die Photosynthese limitieren (Sage, 1994; Lea-Cox und Syvertsen, 1996).

Langfristig führen erhöhte CO_2 -Konzentrationen meist zu einer geringeren Konzentration an Stickstoff und Enzymen im Blatt. Wahrscheinlich ist dafür ein verändertes Verhältnis der Konzentration an löslichen Kohlenstoffverbindungen zu löslichen Stickstoffverbindungen ausschlaggebend (Paul und Driscoll, 1997; Moore et al., 1998; Pego et al., 2000; Griffin et al., 2000). Wenn sich die Mengenverhältnisse der Enzyme im Blatt zueinander dabei nicht ändern wird diese Reaktion in der Literatur oft als „Verdünnungs-Effekt“ bezeichnet (Med-

lyn et al., 1999).

Daneben kann sich bei einem Wachstum unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen das Verhältnis zwischen den verschiedenen Enzymsystemen im Blatt verschieben: ein kleinerer Anteil an Enzymen des Calvin-Zyklus und der Photorespiration, ein größerer Anteil an Enzymen der Lichtreaktion (Stitt und Krapp, 1999; Griffin et al., 2000; Fangmeier und Jäger, 2001). Diese Reaktion wird als „Optimierung“ der Photosynthese gedeutet, da mit gleicher Stickstoffmenge eine höhere Photosynthese erreicht wird (siehe Abbildung 3.4).

Insgesamt deuten die Ergebnisse aus vielen Experimenten darauf hin, daß erhöhtes CO_2 zu einer Verdünnung der Konzentration an Proteinen im Blatt führt, ohne daß sich die Relationen der Proteinmengen stark verschieben (Medlyn et al., 1999).

Neben dem Einfluß von CO_2 auf die Enzymmengen ist auch der Einfluß auf die Aktivität der Enzyme (Umsatzrate pro Enzymmenge bei bestimmter Substratkonzentration), vor allem Rubisco, untersucht. Dabei zeigen die meisten Experimente, daß Wachstum bei erhöhtem CO_2 keinen oder nur einen geringen Einfluß auf die Aktivität der Rubisco hat (Reddy et al., 1996; Hakla et al., 1999; Griffin et al., 2000; Viil et al., 2001). Experimente mit stark variiertem Stickstoffversorgung zeigen hingegen, daß die Aktivität der Rubisco bei hohen Stickstoffkonzentrationen im Blatt sinken kann. Dies deutet darauf hin, daß Rubisco bei sehr hohem Angebot an Stickstoff auch als Stickstoffspeicher genutzt werden kann (Theobald et al., 1998; Harmens et al., 2000; Cheng und Fuchigami, 2000).

3.3.3 Respiration

Unter dem Begriff Respiration werden Prozesse zusammengefaßt, bei denen durch oxidativen Abbau reduzierter Kohlenstoffverbindungen CO_2 entsteht. Hierzu zählen Atmung, Gärung, oxidativer Pentosephosphatzyklus und Photorespiration. Außer der Photorespiration, deren Sinn noch nicht gut geklärt ist, dienen die Prozesse dazu, Energieäquivalente in Form von ATP und Reduktionsäquivalente in Form von NADH und FADH_2 zur Verfügung zu stellen. Daneben werden Stoffwechselprodukte für Synthesen abgezweigt.

Von den drei Prozessen Atmung, Gärung und oxidativer Pentosephosphatzyklus hat die Atmung bei Pflanzen in der Regel den größten Umsatz und damit für Stoffflußmodelle die größte Bedeutung. Als Substrat für die Atmung dient in den meisten Fällen Glucose. Der Abbau erfolgt in folgenden Schritten: Abbau der Glucose zu Pyruvat (Glycolyse) im Cytoplasma der Zelle, Transport des Pyruvat in die Mitochondrien, oxidative Decarboxylierung von Pyruvat zu Acetyl-CoA, oxidative Decarboxylierungen im Citratzyklus, Elektronentransport und Reduktion des Sauerstoffes in der Atmungskette.

Die Energie- und Reduktionsäquivalente, die über die Respiration zur Verfügung gestellt werden, werden für viele Prozesse im Zusammenhang mit Wachstum und Aufrechterhaltung des inneren Milieus der Zellen verwendet. In photosynthetisch aktivem Gewebe wird während der Lichtphase ein Teil der benötigten Energie- und Reduktionsäquivalente aus der Lichtreaktion in den Chloroplasten zur Verfügung gestellt. So daß die Atmungsraten dieser Gewebe im Licht nur etwa 50% ihrer Atmungsrate im Dunkeln beträgt (Peisker et al., 1981).

Folgende wesentliche Prozesse, die Energie benötigen, können getrennt aufgeführt werden:

- Synthese von Makromolekülen im Zuge des Wachstums

- Nitrat-Reduktion
- Symbiontische N₂-Fixierung
- Aufnahme von N in der Wurzel
- Aufnahme anderer Ionen
- Phloembeladung
- Protein-Turnover
- Aufrechterhaltung von Ionenkonzentrationen und -gradienten
- Bewegungen innerhalb der Zellen
- Wärmeproduktion durch cyanidresistente Atmung
- Photorespiration
- Sekundärstoffwechsel (sekundäre Inhaltsstoffe, Entgiftung, Reparatur)
- „Futile Cycles“

Für einige Prozesse ist es heutzutage möglich, die respiratorischen Kosten zu berechnen, da die Respiration pro Einheit bekannt ist und die Umsatzraten berechnet werden können: Synthese von Makromolekülen, Nitrat-Reduktion, symbiontische N₂-Fixierung, N-Aufnahme und Phloembeladung. Sehr viel schwieriger ist es die Respiration zu berechnen, die im Zusammenhang mit folgenden Prozessen aufgebracht wird: Protein-Turnover, Aufrechterhaltung von Ionen-Konzentrationen und -Gradienten, für Bewegungen innerhalb der Zellen, Wärmeproduktion und in „Futile Cycles“ (Cannell und Thornley, 2000).

Da viele der bekannten respiratorischen Kosten im Zusammenhang mit Wachstum auftreten und viele der unbekannten mit der Aufrechterhaltung des inneren Milieus, hat sich eine Trennung der Respiration in „Growth-Respiration“ und „Maintenance-Respiration“ etabliert. Diese Trennung ist allerdings künstlich, da verschiedene Prozesse sowohl für Wachstum als auch für die Aufrechterhaltung des inneren Milieus notwendig sind. Außerdem enthalten gemessene Respirationsraten immer Komponenten aus Growth- und aus Maintenance-Respiration. In einem mechanistischen Modell der Respiration sollten daher die verschiedenen bekannten Prozesse unabhängig voneinander berechnet werden und der Rest als „Residual-Respiration“ behandelt werden (Cannell und Thornley, 2000).

Wenn man die Respiration an ausgewachsenen Blättern im Dunkeln mißt (Dunkelrespiration), enthält die gemessene Respirationsrate im wesentlichen folgende Prozesse: Protein-Turnover, Aufrechterhaltung von Ionenkonzentrationen und -gradienten, Phloembeladung, Bewegungen innerhalb der Zellen, Wärmeproduktion durch cyanidresistente Atmung und „Futile Cycles“. Die Dunkelatmung wird somit durch die wesentlichen Prozesse der „Residual-Respiration“ bestimmt.

Unter der Voraussetzung, daß Enzyme, die in die Respiration involviert sind, im Überschuß vorhanden sind kann man annehmen, daß die Respiration durch das Angebot sowohl an C-Substrat als auch an ADP bzw. NAD(P) limitiert ist. Das Angebot an ADP und NAD(P) reflektiert dabei den Bedarf an Energie- und Redoxäquivalenten für energiebedürftige Prozesse. In wachsenden Pflanzen ist der Bedarf an Energie- und Redoxäquivalenten wiederum

eng an das Angebot an Kohlenstoffskeletten gekoppelt, so daß die Respiration insgesamt positiv an die Kohlenhydratkonzentration gekoppelt sein sollte (Farrar, 1985; Amthor, 1994).

Neben dem Kohlenhydratangebot sollte die Stickstoffkonzentration die Dunkelatmung bestimmen, da die wesentlichen Prozesse ganz (Protein-Turnover) oder zumindest teilweise (Phloembeladung) an die Proteinmenge gekoppelt sind. Bei geringen Kohlenhydratkonzentrationen ist die Respiration pro Stickstoff durch die fehlenden Kohlenhydrate limitiert (Amthor, 1994). Daneben trägt dann nur ein geringer Phloemtransport zur Respiration bei. Mit steigender Konzentration an Kohlenhydraten haben die Kohlenhydrate weniger limitierenden Einfluß, außerdem steigt der Phloemtransport, bis ein maximal möglicher Transport erreicht ist (Cannell und Thornley, 2000).

Die Korrelation der Dunkelrespiration mit Kohlenhydrat- und Stickstoffgehalt wird allerdings durch die anderen Prozesse und durch den Anteil der Proteine am Stickstoff, stark beeinflusst. Diese sind artspezifisch und werden durch Alter, Lage der Blätter im Bestand und durch die Umweltbedingungen stark beeinflusst (Amthor, 1989; Mitchell et al., 1999; Cannell und Thornley, 2000).

Da die energiebedürftigen Prozesse und die Respiration enzymatisch katalysierte Reaktionen sind, steigen ihre Umsatzraten bei physiologischen Bedingungen mit steigender Temperatur in etwa exponentiell mit einem Q_{10} von 2.0 (Tjoelker et al., 2001). Bei andauernd veränderter Temperatur paßt sich die Respiration an, so daß bei der jeweiligen Wachstumstemperatur ähnliche Respirationsraten auftreten (Amthor, 1994). Diese Anpassung kann bereits innerhalb von Stunden erfolgen (Atkin et al., 2000). Um verschiedene Respirationmessungen miteinander vergleichen zu können, muß daher die gemessene Respiration auf die Temperatur bezogen werden, an die die Pflanzen angepaßt sind. Daneben sollte der Q_{10} bestimmt werden.

Einfluß von CO₂ auf die Respiration

In der Literatur werden direkte und indirekte Effekte von erhöhten CO₂-Konzentrationen auf die Respiration diskutiert.

Direkte Effekte

Oft wurde in direkten Vergleichen von Messungen der Respiration bei verschiedenen CO₂-Konzentrationen an einer Pflanze unter erhöhter CO₂-Konzentration eine geringere Respiration gemessen (Amthor et al., 1992; Griffin et al., 1996; Drake et al., 1999). Dieser Effekt trat vor allem dann auf, wenn die CO₂-Konzentration extrem stark erhöht wurde - z.B. bis 7000 ppmV (McDowell et al., 1999). Man hat daher eine Produkthemmung durch CO₂ angenommen. In den letzten Publikationen wurden diese direkten Effekte von CO₂ auf die Respiration nicht beobachtet, vor allem wenn nicht die Zunahme an CO₂, sondern die Abnahme von O₂ gemessen wurde (Amthor, 2000, 2001). Direkte Effekte von CO₂ auf die Respiration scheinen also unwahrscheinlich, zumindest solange die Konzentration an CO₂ nicht zu hoch ist.

Indirekte Effekte

Wachstum unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen kann langfristig verschiedene Auswirkungen auf die Respiration haben, die zum Teil eine höhere, zum Teil eine geringere Respiration verursachen. CO_2 beschleunigt das Wachstum der Pflanzen. Die größeren Pflanzen weisen dann einen höheren Respirationsfluß auf, wenn die gesamte Pflanze zugrunde gelegt wird (Baker et al., 2000). Die größeren Pflanzen weisen aber geringere Konzentrationen an Mineralstoffen im Gewebe auf, so daß für die Synthese gleicher Mengen an Biomasse weniger Energie und damit weniger Respiration benötigt wird (Cannell und Thornley, 2000). Gemessen wird jedoch meist die Dunkelatmung. Diese wird durch den Turnover von Stickstoff, den Export von Kohlenhydraten und die Aufrechterhaltung des inneren Zellmilieus geprägt und kann durch Kohlenhydratmangel limitiert sein. Bei einem Bezug der gemessenen Dunkelrespiration auf das Trockengewicht werden daher sowohl gesteigerte (Wulschleger et al., 1992; Griffin et al., 1996), verringerte (Wulschleger et al., 1992; Ziska und Bunce, 1993; Griffin et al., 1996) oder unveränderte Respiration (Mitchell et al., 1995; Bouma et al., 1997) gemessen. Bei einem Bezug der Respirationsraten auf Stickstoff werden zumeist höhere Respirationsraten gemessen (Griffin et al., 1996; Tjoelker et al., 1999), aber auch geringere (Ziska und Bunce, 1993).

Kapitel 4

Material und Methoden

4.1 Beschreibung der Experimente

Die Experimente wurden in Klimakammern im Phytotron des Fachbereiches Agrarwissenschaften der Universität Gießen in Rauischholzhausen (35085 Ebsdorfergrund) durchgeführt, ein zusätzliches Experiment auf dem Freiland-CO₂-Anreicherungssystem (FACE) des Institutes für Pflanzenökologie der Universität Gießen. Das Phytotron wurde von Boguslawski et al. (1962), das FACE-System von Grünhage et al. (1996) beschrieben.

Im Phytotron wurden in einer ersten Expositionsperiode vom 05.02.1997 bis 27.05.1997 Jungpflanzen der Arten *Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Eucalyptus pauciflora* und *Quercus ilex* exponiert, in einer zweiten Expositionsperiode vom 29.05.1997 bis 02.11.1997 Jungpflanzen der Arten *Quercus ilex*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und *Pseudotsuga menziesii*. Auf der FACE-Anlage wurde vom 28.05.2000 bis 30.06.2000 Keimlinge von *Chenopodium album* exponiert.

4.1.1 Versuchspflanzen

- *Acacia melanoxylon* R. BR.: Ein schnell wachsender Baum. Diese Art bildet neben Fiederblättern ausgeprägte Phyllodien aus, die mit zunehmendem Alter die Funktionen der Blätter weitgehend übernehmen. Sie sind in der Lage in Symbiose mit Bakterien der Gattung *Rhizobium* N₂ aus der Luft zu reduzieren und anschließend zu assimilieren. Die Samen stammten aus dem Gebiet des australischen Bundes-Territoriums.
- *Acacia dealbata* LINK: Ein moderat wachsender Baum. Diese Art bildet ausschließlich Fiederblätter aus. Sie sind in der Lage in Symbiose mit Bakterien der Gattung *Rhizobium* N₂ aus der Luft zu reduzieren und anschließend zu assimilieren. Die Samen stammten aus Tasmanien.
- *Eucalyptus pauciflora* ssp. *debeuzevillei* (MAIDEN) L. JOHNSON & BLAXELL (im Folgenden *Eucalyptus debeuzevillei* genannt): Ein moderat wachsender Baum. Die Samen stammten aus dem Gebiet des australischen Bundes-Territoriums .

- *Eucalyptus pauciflora* ssp. *niphophila* L. JOHNSON & BLAKELEY (im Folgenden *Eucalyptus niphophila* genannt): Ein langsam bis moderat wachsender Baum. Die Samen stammten aus New South Wales.
- *Eucalyptus pauciflora* ssp. *pauciflora* SIEBER. EX SPRENG. (im Folgenden *Eucalyptus pauciflora* genannt): Ein langsam bis moderat wachsender Baum. Die Samen stammten aus New South Wales.
- *Quercus ilex* L.: Ein charakteristischer, immergrüner, relativ langsam wachsender Baum der mediterranen Hartlaubwälder.
- *Quercus robur* L. und *Fagus sylvatica* L.: Bestandesbildende Arten der mitteleuropäischen Laubwälder aus der Familie der Fagaceae.
- *Alnus glutinosa* L. (GAERTN.): In fast ganz Europa verbreitete Art der nassen Bruchwälder und Ufergehölze aus der Familie der Betulaceae. Die Bäume der Gattung *Alnus* können mit einem Actinomyceten Wurzelknöllchen-Symbiosen eingehen, in denen die Bakterien in der Lage sind Luftstickstoff zu fixieren.
- *Pinus sylvestris* L. und *Picea abies* (L.) H. KARST.: Bestandesbildende Nadelbäume mit einer Verbreitung im europäischen und asiatischen Gebiet der gemäßigten und borealen Wälder.
- *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANKO.: Nadelbaum aus dem westlichen Nordamerika.
- *Chenopodium album* L.: Die einzige krautige Pflanze in den Experimenten. Erstbesiedler aus den kühl-gemäßigten Breiten Eurasiens; als Ackerunkraut bekannt; kann sich an verschiedene Nährstoffbedingungen gut anpassen.

Herkunft der Pflanzen

Die Pflanzen der ersten Expositionsperiode (*Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila* und *Eucalyptus pauciflora*) wurden von der Baumschule Celyn-Vale Nurseries, heute Eucalyptus Nurseries geliefert (Eucalyptus Nurseries, Allt-y-Celyn, Carrog, Corwen Denbighshire, UK). Die Pflanzen waren beim Versand etwa 35–45 cm groß und hatten einen Wurzelballen mit einem Volumen von zwei Litern sehr humusreicher (Blumen)Erde.

Die Jungpflanzen für die zweite Expositionsperiode (*Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und *Pseudotsuga menziesii*) wurden von der Darmstädter Forstbaumschule erworben (Darmstädter Forstbaumschule, Brandschneise 2, 64295 Darmstadt). Die Samen stammten aus den umliegenden Waldgebieten. Die Pflanzen waren zwei Jahre alt und 30–50 cm groß. Die Unterschiede innerhalb einer Art waren wesentlich geringer. Die Pflanzen waren in Töpfen mit 250 ml mineralreicher Erde angezogen worden.

Quercus ilex wurde von einer Baumschule bei Pisa erworben (Zagaglia Alessandro, Via Fosso Vecchio, 56021 Cascina (PI), Italien). Das Saatgut stammte aus den umliegenden Wäldern. Die Jungpflanzen hatten eine Größe von ca. 60 cm und standen in Töpfen mit einem Volumen von drei Litern, gefüllt mit Walderde.

Samen von *Chenopodium album* wurden vom Botanischen Garten der Universität Gießen zur Verfügung gestellt.

4.1.2 Experiment im Phytotron

Die Auslegung des Experimentes ist im Experiment-Plan, Tabelle 4.1, zusammengefaßt, die Daten für die Kulturmaßnahmen, Gaswechselmessungen und Datenerfassungen sind in Tabelle 4.3 (1. Expositionsperiode) und Tabelle 4.4 (2. Expositionsperiode) angegeben.

Beschreibung der Klimakammern

Im Phytotron in Rauischholzhausen sind insgesamt acht Klimakammern installiert. Jede Kammer ist 2.40 m breit, 3.00 m lang und hat eine lichte Höhe von 2.45 m. Der Fußboden besteht aus einem Gitterrost. Die Wände sind mit weißen Platten verkleidet. In der Mitte der Decke ist eine 1.60×1.35 m große Öffnung, in die eine Zweifach-Thermopanescheibe eingelegt ist. Über dieser befindet sich der Lampenraum mit der Beleuchtungseinrichtung. In der Mitte der Kammern sind zwei in der Höhe verstellbare Tische aufgestellt, deren nutzbare Fläche der Größe der Thermopanescheibe entspricht.

Die Luftbewegung geht senkrecht durch die Kammern hindurch. Die klimatisierte Luft tritt unterhalb des Bodenrostes ein und wird seitlich neben der Thermopanescheibe abgesaugt, um dann neu aufbereitet zu werden. Es kann Frischluft und Umluft in einem beliebigen Verhältnis gemischt werden. Die Ventilatorleistung beträgt $1800 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$ (von Boguslawski et al., 1962).

In den Kammern wurden während der Expositionsperioden die CO_2 -Konzentration, Beleuchtung, Temperatur und Luftfeuchte reguliert.

CO_2 -Konzentration

Für die Experimente standen zwei Klimakammern zur Verfügung (Kammer 5 und 6); eine Kammer für die im Moment aktuelle CO_2 -Konzentration der Atmosphäre (ca. 360 ppmV), eine Kammer für eine erhöhte CO_2 -Konzentration (ca. 1000 ppmV). Die CO_2 -Konzentration innerhalb der Kammern wurde wechselweise in regelmäßigen Abständen von etwa fünf Minuten mit einem URAS-Gasanalysator (Hartmann und Braun, Frankfurt) kontrolliert, die Ergebnisse der Analyse mit einem Schreiber protokolliert. Während der Experimente wurden die Kammern in einem gemischten Frischluft-Umluftverfahren betrieben. In der Kammer mit erhöhter CO_2 -Konzentration wurde automatisch CO_2 aus Druckgasflaschen zugegeben.

Beleuchtung

Die Beleuchtungsquellen sind über der Thermopanescheibe installiert (Metallhalogenlampen: Osram HQI-E 400W/D und Philips HPI-T 400W), außerdem befinden sich in den Kammern vier Leuchtstoffröhren (Philips TDL 85W/84). Die Strahlung wurde am 2.7.1997 und 29.10.1997 mit einem Luxmeter kontrolliert und im Verlauf der Expositionsperioden mehrfach mit einem Quantum-Sensor (LICOR) gemessen.

Die Lichtstärke war im Verlauf der Expositionsperiode konstant und in beiden Kammern ähnlich: ca. $500 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) in 2.1 m Höhe. Allerdings war die Verteilung des Lichtes innerhalb der Kammern inhomogen. Mit zunehmender Entfernung von den Lampen nahm die Strahlung auf ca. $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PAR im äußeren

Tabelle 4.1: Experiment-Plan für die Experimente in den Klimakammern des Phytotrons der Universität Gießen in Rauischholzhausen. Eine Beschreibung der Anlage findet sich in von Boguslawski et al. (1962). Der Zeitplan der Experimente ist in Tabelle 4.3 und 4.4 angegeben.

Experiment-Plan: Phytotron	
<u>CO₂-Konzentration und Klima in den Klimakammern:</u>	
CO ₂ -Konzentration:	aktuell: 380±20 ppmV (Umgebungsluft; eine Kammer) erhöht: 1000±100 ppmV (eine Kammer)
Tageslänge:	16 Stunden Tag / 8 Stunden Nacht
Strahlung (PAR):	500 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1} \approx 6.0 \text{ MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (2.1 m Höhe, im Zentrum) 50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1} \approx 0.6 \text{ MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (1.5 m Höhe, außen)
Temperatur:	Tag: 24±2 °C Nacht: 15±1 °C
relative Luftfeuchte:	Tag: 70±10% Nacht: 85±10%
<u>Pflanzenkultur und Nährstoffversorgung:</u>	
Zweijährige Jungpflanzen wurden einzeln in sechs-Liter Töpfe mit expandiertem Vermiculit umgetopft und täglich mit Nährlösung gegossen. Die vier Nährlösungen enthielten Stickstoff in folgenden Konzentrationen (vollständige Zusammensetzung der Nährlösungen siehe Tabelle 4.2):	
Nährlösung:	N0: 0 mmol(N) ltr ⁻¹ N1: 1 mmol(N) ltr ⁻¹ N5: 5 mmol(N) ltr ⁻¹ N25: 25 mmol(N) ltr ⁻¹
<u>Expositionsperioden:</u>	
1. Expositionsperiode: 05.02.1997 bis 27.05.1997 <i>Acacia melanoxylon</i> , <i>Acacia dealbata</i> , <i>Eucalyptus debeuzevillei</i> , <i>Eucalyptus niphophila</i> , <i>Eucalyptus pauciflora</i> , <i>Quercus ilex</i>	
2. Expositionsperiode: 29.05.1997 bis 02.11.1997 <i>Quercus ilex</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i>	
<u>Dauer der Exposition der verschiedenen Arten:</u>	
<i>Acacia melanoxylon</i>	91 Tage
<i>A. dealbata</i>	91 Tage
<i>Eucalyptus pauciflora</i>	91 Tage
<i>E. debeuzevillei</i>	91 Tage
<i>E. niphophila</i>	91 Tage
<i>Quercus ilex</i>	91 Tage , 1. Expositionsperiode
<i>Quercus ilex</i>	117 Tage, 2. Expositionsperiode
<i>Alnus glutinosa</i>	87 Tage
<i>Quercus robur</i>	96 Tage
<i>Fagus sylvatica</i>	117 Tage
<i>Pinus sylvestris</i>	117 Tage
<i>Picea abies</i>	117 Tage
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	117 Tage

Tabelle 4.2: Zusammensetzung der Düngelösungen N0, N1, N5, N25:

	N	K	P	Ca	Mg	S				
	mmol·litr ⁻¹									
N0	0	0	0	0	0	0				
N1	1.00	0.29	0.09	0.04	0.06	0.05				
N5	5.00	1.46	0.44	0.19	0.33	0.24				
N25	25.00	7.29	2.22	0.97	1.63	1.18				

	Fe	Mn	B	Zn	Cu	Mo	Na	Cl	Ni	Co
	μmol·litr ⁻¹									
N0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N1	2.08	1.22	3.08	0.15	0.08	0.01	0.21	0.67	0.03	0.01
N5	10.41	6.11	15.42	0.76	0.39	0.06	1.04	3.33	0.17	0.04
N25	52.08	30.55	77.08	3.82	1.94	0.31	5.21	16.67	0.83	0.21

Bereich der Tische in 1.50 m Höhe ab. Im Vergleich zu vollem Tageslicht von ca. $1800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR (Larcher, 1994) war die Strahlungsstärke somit relativ gering.

Für die Exposition wurde die Beleuchtungsdauer auf einen Rythmus von 16 Stunden Strahlung (Tag) und 8 Dunkel (Nacht) eingestellt. Durch den langen „Tag“ wurde die geringe Strahlungsleistung teilweise ausgeglichen, so daß die Tagessumme der Strahlung nahe an den Lampen immerhin ca. 6 MJ m^{-2} erreichte, an entfernten Stellen allerdings nur 0.6 MJ m^{-2} . Zum Vergleich: die Strahlung an einem sonnigen Sommertag während des FACE-Experimentes im Freiland betrug ca. 12 MJ m^{-2} PAR, an bewölkten Tagen 3–4 MJ m^{-2} (siehe Abbildung 4.2).

Temperatur und Luftfeuchte

Temperatur und relative Luftfeuchte wurden in den Kammern kontinuierlich mit Thermo-hydrographen erfaßt. Die Temperatur in den Kammern betrug während der Beleuchtungsphasen $24 \pm 2^\circ\text{C}$, während der Dunkelphasen $15 \pm 1^\circ\text{C}$. Die relative Luftfeuchte konnte über eine Trocknungseinheit geregelt werden und betrug $70 \pm 10\%$ tagsüber, $85 \pm 10\%$ nachts.

Nährstoffversorgung

In den Experimenten sollten die exponierten Pflanzen mit einem konstanten Angebot an mineralischen Nährstoffen ausschließlich aus Nährlösung versorgt werden. Daher wurden die Pflanzen für die Experimente in expandiertes Vermiculit umgepflanzt (Körnung 2-3 mm; Deutsche Vermiculit Dämmstoffe GmbH).

Vermiculite sind Aluminium-Eisen-Magnesium-Silikate aus der Gruppe der Glimmer-Schiefer. Wir verwendeten die oberflächenreiche, lockere, expandierte (geblähte) Form, die

sich bei kurzzeitigem Erhitzen bis auf 1500 °C bildet. In dieser Form ist Vermiculit gegenüber Wasser nahezu inert, gibt keine Mineralstoffe ab und hat nur eine geringe Kationen-Austausch-Kapazität. Expandiertes Vermiculit beeinflusst die Nährstoffversorgung der Pflanzen im Experiment also nur wenig. Dazu besitzt expandiertes Vermiculit aufgrund seiner körnigen Struktur auch in wassergesättigtem Zustand ausgesprochen viele luftgefüllte Grobporen. Das luftgefüllte Porenvolumen liegt in wassergesättigtem Vermiculit bei ca. 30% des Bodenvolumens (aus eigenen Versuchen).

Während der Experimente wurden die Pflanzen täglich im Überschuß mit Nährlösung gegossen, so daß Nährlösung durch das Vermiculit hindurch perkolierte und aus den Töpfen herauslief. Die Zusammensetzung der Nährlösungen ist in Tabelle 4.2 angegeben. Sie enthielten Stickstoff in vier Konzentrationen: 0, 1, 5 und 25 mmol(N) ltr⁻¹. Die Varianten N1, N5 und N25 enthielten neben Stickstoff alle anderen notwendigen Nährstoffe in aufeinander abgestimmten Konzentrationen. Zusammensetzung und Konzentration der Nährlösungen wurde an Beispiele aus der Literatur angelehnt (Ingestad, 1971; Ingestad und Lund, 1986; Cromer und Jarvis, 1990; Conroy, 1992).

Um zu gewährleisten, daß Stickstoff der limitierenden Nährstoff war, wurde die Konzentration der anderen Elemente gegenüber Stickstoff um 20 % angehoben. Da Pflanzen unter erhöhtem CO₂ einen höheren Bedarf an Phosphor haben (Conroy, 1992), wurde die Konzentration der Phosphate in den Nährlösungen um 50% gegenüber den Angaben aus der Literatur angehoben. Die Nährstoffvariante N0 wurde ausschließlich mit destilliertem Wasser gegossen, um den Einfluß der Nährstoffe in den Wurzelballen der Versuchspflanzen abschätzen zu können.

Kulturmaßnahmen

Von jeder Art wurde eine Jungpflanze pro CO₂- und Nährstoffvariante in einen Topf mit sechs Liter Volumen (*Quercus ilex* zehn Liter) umgetopft; zusätzlich drei Pflanzen jeder Art für die Ernte zu Beginn des Experimentes. Dabei wurde die lockere Erde am Rand des Wurzelballens abgenommen, der größte Teil des Wurzelballens blieb erhalten. Die Töpfe wurden mit Vermiculit aufgefüllt. Im Anschluß wurden die umgetopften Pflanzen eine Woche lang täglich im Überschuß mit entmineralisiertem Wasser gegossen. Durch diese Vorbehandlung sollten die löslichen Nährstoffe im Wurzelballen mit dem durchlaufenden Wasser weitgehend ausgewaschen werden.

Um für die Pflanzen im Experiment eine möglichst hohe Strahlung zu gewährleisten wurde die Höhe der Tische so eingestellt, daß die großen Pflanzen nahezu bis an die Glasscheibe unter dem Lampenraum reichten. Um den Einfluß der verschiedenen Lichtstärken auf das Wachstum der Pflanzen gering zu halten wurde die Aufstellung der Pflanzen auf den Tischen regelmäßig gewechselt, wobei die außen stehenden Pflanzen nach innen gestellt wurden und die inneren nach außen.

Die Belegung der Kammern wurde regelmäßig getauscht, um Unterschiede zwischen den Kammern auszugleichen.

Fagus sylvatica wurde während der Exposition im Phytotron von *Phyllaphis fagi*, der Buchenblattlaus, befallen. Der Befall wurde am 25. Juni entdeckt und sofort mit Decis, einem Insektizid der Firma Aventis, behandelt. Da die Behandlung nicht erfolgreich war, wurden die Buchen am 11. Juli mit Tamaron (Bayer) gespritzt. Da auch dies nicht ausreichend war, wurden die Buchen am 16. Juli mit Temik (Aventis) behandelt. Temik ist ein systemisch

Tabelle 4.3: Zeitplan der 1. Expositionsperiode im Phytotron: angegeben sind die Termine an denen Kulturmaßnahmen, Gaswechselfmessungen und Datenerhebungen durchgeführt wurden. $g_w + A$: Gaswechselfmessungen zur Bestimmung von Stomatakonduktanz und Photosynthese, Rd : Gaswechselfmessungen zur Bestimmung der Respiration.

Zeitplan der 1. Expositionsperiode (05.02.1997–27.05.1997)	
<u>Kulturmaßnahmen:</u>	
05.02.1997	Umtopfen der Pflanzen in Vermiculit; Einsetzen in Klimakammern mit 360 bzw. 1000 ppmV CO ₂ ; Täglich Gießen mit entmineralisiertem Wasser
25.02.	Beginn des Gießens mit Nährlösung
<u>Gaswechselfmessungen:</u>	
11.04.–15.04.	<i>Acacia dealbata</i> : $g_w + A$
22.04.–25.04.	<i>Acacia melanoxylon</i> : $g_w + A$
26.04.–29.04.	<i>Eucalyptus debeuzevillei</i> : $g_w + A$
30.04.–03.05.	<i>Eucalyptus niphophila</i> : $g_w + A$
06.05.	<i>Acacia melanoxylon</i> : Rd nach Lichtperiode
07.05.	<i>Acacia melanoxylon</i> : Rd nach Dunkelperiode
07.05.	<i>Eucalyptus debeuzevillei</i> : Rd nach Lichtperiode
08.05.	<i>Eucalyptus debeuzevillei</i> : Rd nach Dunkelperiode
08.05.	<i>Eucalyptus niphophila</i> : Rd nach Lichtperiode
09.05.	<i>Eucalyptus niphophila</i> : Rd nach Dunkelperiode
20.05.–24.05.	<i>Quercus ilex</i> $g_w + A$
24.05.	<i>Quercus ilex</i> Rd nach Lichtperiode
<u>Datenerhebungen:</u>	
25.02.	Ernte von drei Vergleichspflanzen jeder Art
27.05.	Ernte der Versuchspflanzen am Ende des Experimentes

wirkendes Mittel, das als Lösung auf das Vermiculit aufgebracht und mit wenig Wasser eingewaschen wurde. Im Anschluß an die Behandlung mit Temik wurden die Buchen für drei Tage nur wenig gegossen, um zu verhindern, daß das Insektizid ausgewaschen wurde. Als sich der Blattlausbefall wiederholte, wurde am 25. September erneut mit Temik behandelt.

Gaswechselfmessungen

Im Verlauf der Expositionsperioden wurden an Blättern Gaswechselfmessungen zur Bestimmung von Stomatakonduktanz, Photosynthese und Respiration durchgeführt. Im Anschluß an die Gaswechselfmessungen wurden die Blattflächen bestimmt und die Blätter zur Bestimmung von Trockengewicht, Stickstoffkonzentration, Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke vorbereitet.

Tabelle 4.4: Zeitplan der 2. Expositionsperiode im Phytotron: aufgelistet sind die Termine an denen Kulturmaßnahmen, Gaswechsellmessungen und Datenerhebungen durchgeführt wurden. $g_w + A$: Gaswechsellmessungen zur Bestimmung von Stomatakonduktanz und Photosynthese, Rd : Gaswechsellmessungen zur Bestimmung der Respiration.

Zeitplan der 2. Expositionsperiode (29.05.1997 – 02.11.1997)	
<u>Kulturmaßnahmen:</u>	
29.05.1997	Umtopfen der Pflanzen in Vermiculit; Einsetzen in Klimakammern mit 360 bzw. 1000 ppmV CO ₂ ; Täglich Gießen mit entmineralisiertem Wasser
06.06.	Beginn des Gießens mit Nährlösung
25.06.	Behandlung von <i>Fagus sylvatica</i> mit dem Pflanzenschutzmittel Decis gegen <i>Phyllaphis fagi</i>
11.07.	Behandlung von <i>Fagus sylvatica</i> mit dem Pflanzenschutzmittel Tamaron
16.07.	1. Behandlung von <i>Fagus sylvatica</i> mit dem Pflanzenschutzmittel Temik
25.09.	2. Behandlung von <i>Fagus sylvatica</i> mit dem Pflanzenschutzmittel Temik
<u>Gaswechsellmessungen:</u>	
18.08.–01.09.	<i>Alnus glutinosa</i> : $g_w + A$
30.08.–01.09.	<i>Alnus glutinosa</i> : Rd nach Lichtphase
30.08.–01.09.	<i>Alnus glutinosa</i> : Rd nach Dunkelphase
02.09.–08.09.	<i>Quercus robur</i> : $g_w + A$
02.09.–08.09.	<i>Quercus robur</i> : Rd nach Lichtphase
02.09.–08.09.	<i>Quercus robur</i> : Rd nach Dunkelphase
10.09.–13.09.	<i>Pinus sylvestris</i> : $g_w + A$
18.09.–25.09.	<i>Fagus sylvatica</i> : $g_w + A$
25.09.–28.09.	<i>Quercus ilex</i> : $g_w + A$
28.09.–01.10.	<i>Picea abies</i> : $g_w + A$
30.09.–02.10.	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus ilex</i> und <i>Picea abies</i> : Rd nach Lichtphase
02.10.–04.10.	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus ilex</i> und <i>Picea abies</i> : Rd nach Dunkelphase
04.10.–08.10.	<i>Picea abies</i> : $g_w + A$
20.10.–21.10.	<i>Quercus ilex</i> : $g_w + A$
22.10.–29.10.	<i>Picea abies</i> : $g_w + A$
29.10.–01.11.	<i>Fagus sylvatica</i> : $g_w + A$
<u>Datenerhebungen:</u>	
06.06.	Ernte von drei Vergleichspflanzen jeder Art
03.09.	Probenahme für Kohlenhydratanalytik: <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Quercus robur</i> kurz vor Beginn und 5, 10, 15 Stunden nach Beginn der Lichtperiode
04.09.	Ernte: <i>Alnus glutinosa</i>
12.09.	Ernte: <i>Quercus robur</i>
05.10.	Probenahme für Kohlenhydratanalytik: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Quercus ilex</i> kurz vor Beginn und 5, 10, 15 Stunden nach Beginn der Lichtperiode
02.11.	Ernte: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> und <i>Quercus ilex</i>

Datenerhebungen

Zu Beginn der Experimente wurden drei Pflanzen jeder Art geerntet, um den Ausgangszustand der Pflanzen zu Beginn der Expositionsperiode zu dokumentieren. Am Ende der Expositionsperioden wurden die Versuchspflanzen geerntet. Hierbei wurden jeweils Trockengewicht, Stickstoff- und Kohlenstoffkonzentrationen getrennt für die Organe Blatt, Sproß, Wurzel und Feinwurzel bestimmt.

Während der 2. Expositionsperiode wurden im Verlauf eines Tages (kurz vor Beginn der Lichtperiode und 5, 10 und 15 Stunden nach Beginn der Lichtperiode) einzelne Blätter geerntet um darin die Konzentration löslicher Kohlenhydrate und Stärke zu bestimmen.

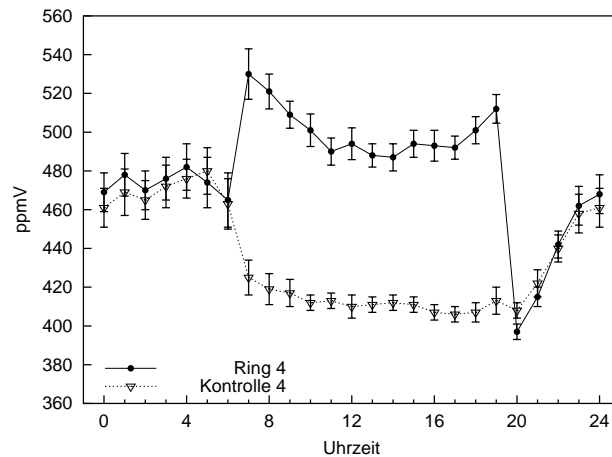


Abbildung 4.1: Mittlere Tagesgänge der CO₂-Konzentrationen auf der FACE-Anlage in 0.75 m Höhe in Ring P4 (CO₂-Anreicherung) und auf der Kontrollfläche K4 (keine CO₂-Anreicherung) für den Zeitraum der Expositionsperiode vom 28.05.2000 bis 02.07.2000.

4.1.3 Experiment auf der FACE-Anlage

Auf der FACE-Anlage wurden Keimlinge von *Chenopodium album* vom 28.05.2000 bis 30.06.2000 exponiert. Eine Beschreibung der Anlage geben Grünhage et al. (1996). Die Auslegung des Experiment und die Daten der Kulturmaßnahmen, Gaswechselmesungen und Datenerhebungen sind in Tabelle 4.5 zusammengefasst.

Die FACE-Anlage besteht aus sieben Ringen zur Begasung und einer Kontrollfläche. In vier Ringen wird die CO₂-Konzentration durch Zugabe von CO₂ erhöht, drei Ringe und die Kontrollfläche dienen dem Vergleich mit der aktuellen CO₂-Konzentration der Atmosphäre. Für das Experiment mit *Chenopodium album* wurde Ring P4 für die Exposition der Pflanzen in erhöhter CO₂-Konzentration und die Kontrollfläche für die Exposition der Vergleichspflanzen in aktueller CO₂-Konzentration genutzt.

CO₂-Konzentration und Klima

CO₂-Konzentration, Strahlung, Temperatur, relative Luftfeuchte und Windstärke werden auf der FACE-Anlage in den Ringen und auf der Kontrollfläche kontinuierlich aufgezeichnet.

Die CO₂-Konzentration wurde in Ring P4 während der Expositionsperiode tagsüber in der Zeit von 7:00 bis 19:00 Uhr im Mittel um ca. 110 ppmV von 400 ppmV über der Kontrollfläche auf 510 ppmV in Ring P4 angehoben (siehe Abbildung 4.1). In der Zeit von 19:00 Uhr bis 7:00 Uhr wurde kein CO₂ zugegeben. Die CO₂-Konzentration stieg im Verlauf der Nacht durch die Respiration der Pflanzen bei geringer Luftbewegung von 410 ppmV auf 470 ppmV.

Das Wetter während der Expositionsperiode war überwiegend freundlich (siehe Abbildung 4.2 und Tabelle 4.5). Die Pflanzen erhielten eine mittlere Strahlung von 8.5 MJ m⁻² PAR pro Tag, die mittlere Temperatur betrug tagsüber 19.1 °C und nachts 12.9 °C, die mittlere relative Luftfeuchte 59,0% und 83.6%, die mittlere Windgeschwindigkeit 3.6 m s⁻¹ und 1.5 m s⁻¹.

Tabelle 4.5: Experiment- und Zeit-Plan des Experimentes mit *Chenopodium album* auf der FACE-Anlage der Universität Gießen in Linden-Leigestern. Eine Beschreibung der Anlage findet sich in Grünhage et al. (1996).

Experiment- und Zeit-Plan: FACE-Anlage	
<u>CO₂-Konzentration und Klima:</u>	
CO ₂ -Konzentration:	aktuell: 7–19 Uhr: 400±20 ppmV 19–7 Uhr: 470±20 ppmV erhöht: 7–19 Uhr: 510±20 ppmV 19–7 Uhr: 470±20 ppmV
Strahlung (PAR):	8.5±2.7 MJ m ⁻² d ⁻¹
Temperatur:	7–19 Uhr: 19.1±4.7 °C 19–7 Uhr: 12.9±3.3 °C
relative Luftfeuchte:	7–19 Uhr: 59.0±12.1% 19–7 Uhr: 83.6±5.8%
Windgeschwindigkeit:	7–19 Uhr: 3.6±1.4 m s ⁻¹ 19–7 Uhr: 1.5±0.8 m s ⁻¹
<u>Pflanzenkultur und Nährstoffversorgung:</u>	
Die Pflanzen wurden in drei Liter Töpfen mit mineralstoffarmer Erde angezogen und täglich mit Nährlösung gegossen. Die Nährlösungen enthielten Stickstoff in folgenden Konzentrationen (vollständige Zusammensetzung der Nährlösungen siehe Tabelle 4.2):	
Nährlösung:	N0: 0.24 mmol(N) ltr ⁻¹ N1: 1.24 mmol(N) ltr ⁻¹ N5: 5.24 mmol(N) ltr ⁻¹ N25: 25.24 mmol(N) ltr ⁻¹
<u>Zeitplan des Experimentes:</u>	
<u>Kulturmaßnahmen:</u>	
03.05.2000	Aussaat im Gewächshaus in expandiertem Vermiculit
22.05.2000	Umtopfen in mineralstoffarme Erde; Gießen mit Leitungswasser
28.05.2000	Beginn der Exposition auf der FACE-Anlage; Beginn des Gießens mit Nährlösung
<u>Gaswechsellmessungen:</u>	
26.06.–27.06.	Photosynthese
28.06.	Respiration nach Lichtphase
04.07.	Respiration nach Dunkelphase
<u>Datenerhebungen:</u>	
28.05.2000	Ernte der Vergleichspflanzen
28.06.2000	Probennahme für Kohlenhydratanalytik um 6:30, 11:00, 15:00 und 20:00 Uhr
04.07.2000	Ernte der Versuchspflanzen
Dauer der Exposition: 34 Tage	

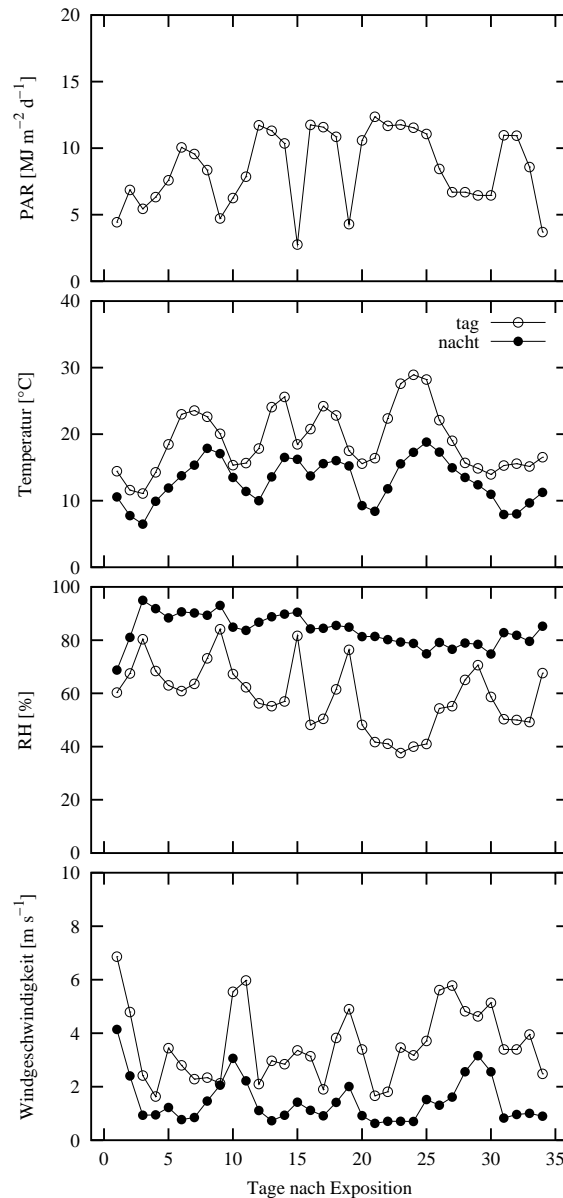


Abbildung 4.2: Verlauf der Tagessumme der Strahlung (PAR; photosynthetisch aktive Strahlung), der mittleren Temperatur, relativen Luftfeuchte (RH) und Windgeschwindigkeit auf der FACE-Anlage während der Expositionsperiode vom 28.05.2000 bis 02.06.2000. Tag: 7:00 bis 19:00 Uhr; nacht: 19: bis 7:00 Uhr.

Pflanzenkultur und Nährstoffversorgung

Die Versuchspflanzen wurden im Gewächshaus vom 03.05.2000 bis 22.05.2000 in Pflanzschalen mit expandiertem Vermiculit aus Samen angezogen und am 22.05.2000 in Töpfe mit drei Litern torfreicher, nährstoffarmer Erde umgepflanzt ($20 - 40\text{mg(N)l}^{-1}$; „Nullerde“ der Firma Frühstorfer Erde Industrie-Erdenwerk Archut, D-36341 Lauterbach Wallenrod). In jedes Gefäß wurden zunächst drei Pflanzen eingepflanzt, später wurden die zwei schwächeren Pflanzen entfernt.

Vom 28.05.2000 bis 30.06.2000 wurden die Pflanzen auf der FACE-Anlage exponiert. Im Anschluß daran wurden sie vier Tage im verdunkelten Labor aufgestellt um die Kohlenhydratkonzentrationen in den Blättern zu verringern. Am 04.07.2000 wurden die Pflanzen

geerntet.

Während der Expositionsperiode auf der FACE-Anlage wurden die Pflanzen analog zum Experiment im Phytotron täglich mit Nährlösung im Überschuß gegossen. Für den Ansatz der Nährlösung wurde Leitungswasser verwendet, das nach Auskunft der Stadtwerke Giessen eine Nitratkonzentration von 14.7 mg ltr^{-1} enthielt. Nitrit und Ammonium waren in Konzentrationen unter 1 mg/ltr enthalten. Mit dem Leitungswasser wurde eine zusätzliche Stickstoffkonzentration von ca. $0.24 \text{ mmol(N) ltr}^{-1}$ in die Nährlösungen eingetragen.

4.2 Wirkungserhebungen

4.2.1 Trockengewicht

Zur Bestimmung des Trockengewichtes im Erntegut wurden die Pflanzen in Sproß (alle oberirdischen Anteile einer Pflanze ausgenommen Blätter und Knospen), Blatt (Blätter und Knospen), Wurzel (Durchmesser $\geq 2 \text{ mm}$) und Feinwurzel (Durchmesser $\leq 2 \text{ mm}$) getrennt. Wurzeln und Feinwurzeln wurden durch Auswaschen von anhaftendem Bodenmaterial befreit. Das geerntete Material wurde bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend auf einer Feinwaage gewogen.

Blätter, die während der Exposition herabgefallen waren oder an denen Gaswechsellmessungen zur Bestimmung von Photosynthese und Stomatakonduktanz durchgeführt wurden, wurden bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend auf einer Feinwaage gewogen.

Blätter, an denen die Konzentration löslicher Kohlenhydrate bestimmt werden sollte, wurden in flüssigem Stickstoff gefroren, gefriergetrocknet, bei 50°C nachgetrocknet und auf einer Feinwaage gewogen. Die Restfeuchte wurde an Vergleichsblättern bestimmt, die im Anschluß an das Trocknen bei 50°C bei 105°C nachgetrocknet wurden. Für die Auswertung der Ergebnisse wurden die 50°C -Gewichte um den Restwassergehalt korrigiert.

4.2.2 Konzentration und Menge an Stickstoff und Kohlenstoff

Zur Bestimmung der Konzentration an Stickstoff und Kohlenstoff wurde das getrocknete Material zunächst in einer Schneidmühle zerkleinert und anschließend in einer Kugelmühle gemahlen. Kohlenstoff- und Stickstoffkonzentration wurden mit Hilfe von C/N-Analysatoren in Laboren des Fachbereiches Agrarwissenschaften der Universität Gießen gemessen (Institut für Bodenkunde; Institut für organischen Landbau). Um die Qualität der Analysen sicherzustellen wurde nach jeder zwanzigsten Probe ein Standard aus Pflanzenmaterial mit bekannter Stickstoffkonzentration eingefügt.

Die Stickstoff-Analysen für das FACE-Experiment wurden nach der Kjeldahl-Methode durchgeführt (Steubing und Fangmeier, 1992). Die Konzentration an Kohlenstoff wurde in diesen Proben nicht bestimmt.

Aus Stickstoffkonzentration, Kohlenstoffkonzentration und Trockengewicht wurden die Menge an Stickstoff und Kohlenstoff in den Organen und der gesamten Pflanze berechnet.

An den Blättern der Gaswechsellmessungen wurde aus Blattfläche (ALEAF) und Trockengewicht (TG) die spezifische Blattfläche bestimmt:

$$SLA = \frac{ALEAF}{TG}$$

Über die spezifische Blattfläche (*SLA*) wurde die Stickstoffkonzentration auf die Blattfläche bezogen.

4.2.3 Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke

In den Blättern der Respirationmessungen und in den zu diesem Zweck geernteten Blättern bestimmten wir die Konzentration an Glucose, Fructose, Saccharose, Raffinose, Stachiose und Stärke.

Probenahme

Zur raschen Unterbrechung der Stoffwechselprozesse wurden die abgetrennten Blätter in Aluminiumfolie verpackt, sofort in flüssigem Stickstoff gefroren und anschließend bei minus 80 °C gelagert. Als Vorbereitung für die Extraktion wurden die Proben gefriergetrocknet, gewogen und in einer Kugelmühle gemahlen. Vor der Extraktion wurde das gemahlene Material über Nacht bei 50 °C im Trockenschrank nachgetrocknet.

Extraktion

Die Kohlenhydrate wurden in wässriger Lösung aus den Proben extrahiert (Avigad, 1990). 10 mg Pflanzenmaterial wurden in 1.5 ml Reaktionsgefäße eingewogen. Zu den Proben wurden ca. 20 mg Polyvinylpyrrolidon (unlöslich, adsorbiert Polyphenole; Sigma Aldrich), 0.1 ml einer Arabinoselösung der Konzentration 1 g ltr⁻¹ (interner Standard, um Fehler bei der Extraktion aufzudecken) und 0.9 ml entmineralisiertes Wasser zugegeben (über ein Millipore-System aufgereinigtes Leitungswasser das uns freundlicherweise vom Institut für Botanik der Universität Gießen zur Verfügung gestellt wurde; Millipore Corporation, Bedford, Massachusetts, USA). Die Proben wurden 10 Minuten in einem kochenden Wasserbad inkubiert, wobei die Reaktionsgefäße nicht verschlossen waren, um Überdruck zu vermeiden. Anschließend wurden die Proben 5 Minuten bei 16060 g zentrifugiert (13000 U min⁻¹; Heraeus Biofuge A) und der Überstand mit den löslichen Kohlenhydraten abgenommen. Danach wurde 1 ml entmineralisiertes Wasser auf den Rückstand gegeben, 10 Minuten geschüttelt, 5 Minuten zentrifugiert, der Überstand abgenommen und mit dem ersten Extrakt vereinigt. Ein weiteres Mal wurde in derselben Weise mit 1 ml Wasser extrahiert. Die vereinigten Extrakte wurden mit 0.5 ml einer 1%igen Natriumazidlösung versetzt um den bakteriellen Abbau der Kohlenhydrate zu unterbinden, auf 5 ml aufgefüllt, eventuell verdünnt und ohne weitere Reinigungsschritte für die Analyse der löslichen Kohlenhydrate verwendet.

Zur Bestimmung der Stärke wurde der Rückstand mit 1 ml Glucoamylaselösung (1,4- α -D-Glucan Glucohydrolase, EC 3.2.1.3) versetzt und über Nacht bei 37 °C inkubiert, um Stärke zu Glucose abzubauen. Am nächsten Tag wurde die Probe 10 Minuten geschüttelt und

5 Minuten zentrifugiert. Der Überstand wurde abgenommen. Anschließend wurde 1 ml entmineralisiertes Wasser auf den Rückstand gegeben, 10 Minuten geschüttelt, 5 Minuten zentrifugiert, der Extrakt abgenommen und mit dem ersten Extrakt vereinigt. Dieser Extraktionsschritt wurde nochmals wiederholt. Die vereinigten Extrakte wurden mit 0.5 ml einer 1%igen Natriumazidlösung versetzt, auf 5 ml aufgefüllt, eventuell verdünnt und ohne weitere Reinigungsschritte für die Analyse verwendet.

Bestimmung der Wiederfindungsrate

Die Wiederfindungsrate der löslichen Kohlenhydrate wurde mit einem internen Standard, der alle zu untersuchenden Kohlenhydrate enthielt, bestimmt. Hierzu wurde zur einen Hälfte der Parallelen 0.1 ml einer Lösung mit Arabinose und zusätzlich allen zu untersuchenden Kohlenhydraten (jedes Kohlenhydrat in der Konzentration 1 g ltr^{-1}) zugegeben. Beide Parallelen wurden wie oben beschrieben extrahiert. Aus Einwaage und Differenz der Analyseergebnisse beider Parallelen wurde die Wiederfindungsrate berechnet.

Im Rahmen der Entwicklung dieser Methode wurden die Proben ein viertes Mal extrahiert um die Vollständigkeit der Extraktion zu überprüfen. Der vierte Extrakt wurde getrennt analysiert. Er enthielt weniger als 3 % der Kohlenhydratmenge, die mit den ersten drei Schritten extrahiert worden war.

Außerdem wurde die Methode mit einer am Institut etablierten alkoholischen Extraktion verglichen (Avigad, 1990). Die Ergebnisse der Extraktionsmethoden unterschieden sich kaum.

Um zu prüfen, ob Stärke schon bei der Extraktion der löslichen Kohlenhydrate gespalten und als Oligosaccharidbruchstücke gelöst wurde, wurde der Extrakt mit den löslichen Kohlenhydraten mit Amylase versetzt, über Nacht bei 37°C inkubiert und im Anschluß daran analysiert. Durch die Inkubation mit Amylase werden die gelösten Bruchstücke der Stärke zu Glucose abgebaut. Es zeigte sich, daß bei der Extraktion der löslichen Kohlenhydrate keine bedeutenden Mengen an Stärke gelöst wurden.

Analytik

Die Konzentration der Kohlenhydrate im Extrakt wurde mit einem Chromatographie-System DX500 der Firma Dionex (Dionex Corporation, Sunnyvale, USA) bestimmt. Die Trennung der Kohlenhydrate erfolgte mittels Anionen-Austausch Chromatographie (HPAE), der Nachweis mittels gepulster amperometrischer Detektion (Johnson und LaCourse, 1990; Paskach et al., 1991; Hoffmann-Thoma et al., 2000). Eine Übersicht über das System und über die Methoden zur Bestimmung der Kohlenhydrate ist in Tabelle 4.6 angegeben.

Die Empfindlichkeit des Detektors wurde zu Beginn und nach jeder achten Probe im Verlauf einer Analysenreihe mit Hilfe von Standardlösungen kalibriert. Der Zusammenhang von Kohlenhydratkonzentration in der Lösung und Empfindlichkeit des Detektors war über weite Konzentrationsbereiche konstant, so daß eine Einpunktkalibrierung möglich war.

Die Empfindlichkeit des Detektors stieg mit zunehmender Temperatur, wobei die Temperaturempfindlichkeit substanzspezifisch war. Parallel zu den Analysen wurde daher die Temperatur am Detektor mit Hilfe eines PT100 Temperatur-Sensors aufgezeichnet. Im Rahmen der Auswertung wurde die Detektorempfindlichkeit anhand von empirisch ermittelten

Tabelle 4.6: Zusammenfassung zur Kohlenhydrat-Analytik

Zusammenfassung zur Kohlenhydrat-Analytik

Chromatographie-System:

Dionex DX500 (Dionex Corporation, Sunnyvale, USA): Gradientenpumpe (Typ GP40), Injektor (LC10), Vorsäule (CarboPac PA-10 Guard-Column), Trennsäule (CarboPac PA-10 Column), elektrochemischer Detektor (ED40) und Autosampler (AS40); Steuerung des Systems, Datenerfassung und Integration der Signale: Softwarepaket PeakNet 4.1 unter Windows 3.11.

Potentialverlauf am Detektor:

Zeit [Sekunden]	Potential [Volt]
0.01 – 0.40	0.05
0.41 – 0.60	0.75
0.61 – 1.00	-0.15

Frequenz: 1Hz

Methode zur Analyse der löslichen Kohlenhydrate:

Der Eluent wurde aus entmineralisiertem Wasser und einer Lösung mit 200 mmol(NaOH) ltr⁻¹ gemischt; Flußrate des Eluenten konstant 1 ml min⁻¹; Injektion nach 15 Minuten

NaOH-Konzentration des Eluenten:

Zeit [Minuten]	NaOH-Konz. [mmol ltr ⁻¹]	Anmerkungen
0.00 – 15.00	10 – 10	
15.00 – 29.30	10 – 28	linear steigend
29.30 – 34.70	28 – 46	linear steigend
34.70 – 36.90	46 – 62	linear steigend
36.90 – 39.30	62 – 200	linear steigend
39.30 – 50.00	200 – 200	
50.00 – 51.00	200 – 10	linear fallend
51.00 – 54.00	10 – 10	

Retentionszeiten und Temperatur-Korrekturfaktoren:

Kohlenhydrat	Retentionszeit [Min.]	Korrekturfaktoren [°C ⁻¹]
Arabinose	10.6	-1.020
Glucose	14.7	-1.015
Fructose	17.3	-1.005
Saccharose	19.7	-1.025
Raffinose	30.9	-1.015
Stachiose	35.1	-1.020

Methode zur Analyse von Glucose nach Abbau der Stärke:

Flußrate des Eluenten konstant: 1 ml min⁻¹; NaOH-Konzentration des Eluenten konstant: 200 mmol ltr⁻¹; Injektion nach 1.5 Minuten; Retentionszeit der Glucose: 5.1 Minuten; Temperatur-Korrekturfaktor: -1.015 °C⁻¹

Temperatur-Korrekturfaktoren auf die Standard-Temperatur 25 °C bezogen (siehe Tabelle 4.6).

Jede Probe wurde zweimal extrahiert, jeder Extrakt einmal analysiert. Wenn die Differenz der Ergebnisse einer Probe größer als 5% war wurden Extraktion und Analyse dieser Probe wiederholt. Wir wiederholten die Extraktion ebenfalls, wenn die Wiederfindungsrate des zugegebenen internen Arabinose-Standards unter 95% lag.

Ansatz der Lösungen für Extraktion und Analyse der Kohlenhydrate:

- Eluent (200 mmol(NaOH) ltr⁻¹): 1979.2 ml entmineralisiertes Leitungswasser (Millipore) 20 min mit Helium 4.6 entgasen, 20.8 ml einer 50% NaOH-Lösung (J. T. Baker, Deventer, Niederlande) zugeben, wiederum 20 min mit Helium entgasen und unter Helium-Atmosphäre halten.
- 1% Natriumazidlösung: 1 g NaN₃ auf 100 ml entmineralisiertes Wasser.
- Arabinose-Lösung (1 g ltr⁻¹): 100 mg Arabinose + 0.5 ml 1% Natriumazidlösung mit mit entmineralisiertem Wasser auf 100 ml auffüllen.
- Kohlenhydrat-Lösung (1 g ltr⁻¹): je 100 mg Arabinose, Glucose, Fructose, Saccharose, Raffinose und Stachiose + 5 ml 1% Natriumazidlösung mit entmineralisiertem Wasser auf 100 ml auffüllen.
- Standardlösung (2 mg ltr⁻¹): 0.1 ml Stammlösung mit entmineralisiertem Wasser auf 50 ml auffüllen.

4.2.4 Gaswechsellmessungen

Zur Messung des Gaswechsels diente das Kompakt-Miniküvetten-System CMS-400 und Zubehör der Firma Walz (Heinz Walz GmbH, Eichenring 6, 91090 Effeltrich). Das CMS-400 ist ein offenes System mit einem Zweikanal-Differenz-Analysator BINOS 100/4P. Zur Herstellung der Meßluft wurde der Gasmischer GMA-3 und die Kältefalle KF-1 benutzt, mit denen CO₂ und Feuchtegehalt der Luft eingestellt werden können. Als Meßkammer verwendeten wir die Blattküvette mit angeflanschem Klimaaggregat GK-1 und einem Halogen-Lichtaufsatz mit Neutralgrau-Filtern zur Regulation der Lichtintensität. Die Gasaustauschraten und Umgebungsparameter wurden während der Messung mit einem mobilen PC über eine serielle Schnittstelle aufgezeichnet.

Ein Datensatz der Meßapparatur besteht aus:

CO ₂ abs	[ppmV]	CO ₂ -Konzentration (C_a) im Gasgemisch
dCO ₂ , dH ₂ O	[ppmV]	Differenzen zwischen Meß- und Referenzgas
Flow	[ml min ⁻¹]	Flußrate des Meßgases
Tdp	[°C]	Taupunkttemperatur des Meßgaskühlers
Tleaf	[°C]	Blatttemperatur
rH	[%]	relative Luftfeuchte in der Küvette
Tcuv	[°C]	Temperatur in der Küvette
Lcuv	[µE m ⁻² s ⁻¹]	Licht in der Küvette
Qext	[µE m ⁻² s ⁻¹]	Licht außerhalb der Küvette (Umgebungslicht)
Text	[°C]	Umgebungstemperatur
Tmin	[°C]	Temperatur an den Kühlrippen in der Küvette

Die letzten zwei Werte dienen der Überwachung von Kondensationsbedingungen in den Schläuchen im Freien bzw. im Küvetteninneren. Die Meßdaten wurden auf einem portablen PC online graphisch dargestellt, um den Verlauf der Messungen verfolgen zu können. Die Datenerfassung erfolgte durch ein von Johannes Hoffstadt (Hoffstadt, 2000) entwickeltes Programm (*receiver*), das als Hintergrundprozeß unter Linux läuft.

Meßwerte bei konstanten Austauschraten wurden zusätzlich handschriftlich protokolliert. Im Protokollbuch wurden außerdem Luftdruck, Blattfläche, Frischgewicht, Trockengewicht und Kommentare zu Individuum und besonderen Ereignissen vermerkt. Jede Meßreihe ist durch eine eindeutige laufende Nummer gekennzeichnet.

Die Berechnung der interzellulären CO₂-Konzentration, der Stomatakonduktanz und der Netto-Photosyntheserate bzw. Respiration aus den gemessenen Daten folgt im wesentlichen der Schilderung von Ball (1987).

Eine ausführliche Darstellung der Apparatur mit Bedienungsanweisung, Datenerfassung, Auswertung und Fehleranalyse gibt Hoffstadt (2000).

Meßreihen zu Stomatakonduktanz und Photosynthese

Die Messungen zur Bestimmung von Stomatakonduktanz und Photosynthese wurden an jungen, ausgewachsenen Blättern aus dem oberen Bereich der Pflanzen durchgeführt, die sich während des Experimentes entwickelt hatten. Die Windgeschwindigkeit innerhalb der Küvette wurde auf den maximalen Wert, von $\approx 1.5 \text{ m s}^{-1}$, eingestellt. Diese Windgeschwindigkeit sollte in der Regel ausreichen um den Grenzschichtwiderstand des Blattes so weit herabzusetzen, daß er im Vergleich zum Stomatawiderstand keine Bedeutung hatte.

Die CO₂-Konzentrationen wurden im Verlauf einer Messung in der Regel in folgender Reihenfolge angeboten: 360–700–1400–360–200–100–360 ppmV, wobei der 360er-Wert wiederholt angeboten wurde, um den Tagesgang der Leitfähigkeit zu verfolgen. Wenn nicht ausreichend Zeit zur Verfügung stand, wurde auf den letzten 360er-Wert verzichtet.

Als Abschluß einer Meßreihe wurde die Küvette abgedunkelt und die Dunkel-Respiration des Blattes gemessen.

Während der Messungen herrschten in der Küvette folgende Bedingungen:

Windgeschwindigkeit	$\approx 1.5 \text{ m s}^{-1}$
relative Luftfeuchte	$> 60\%$
Licht	$> 1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bzw. $0 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Temperatur	$\approx 24^\circ\text{C}$
CO ₂ -Konzentration	$\approx 360 - 700 - 1400 - 360 - 200 - 100 - 360 \text{ ppmV}$

Beim Ablesen der Meßwerte für das Protokoll warteten wir bis der Gasaustausch nach Einspannen des Blattes bzw. nach Änderung der CO₂-Konzentration ca. fünf Minuten konstant war, ein Indiz dafür, daß sich die Stomata an die wechselnden CO₂-Konzentrationen angepaßt hatten. Je nach Reaktionsgeschwindigkeit der Stomata dauerte es daher in etwa eine halbe Stunde, oft länger, bis ein Meßwert aufgenommen werden konnte. Eine Meßreihe dauerte somit mindestens vier Stunden. Die Dauer der Meßreihen hatte sehr wahrscheinlich keinen Einfluß auf die Reaktion der Stomata (Hoffstadt, 2000).

Bei den Messungen an *Chenopodium album* warteten wir nicht ab bis sich die Stomata an die CO₂-Konzentration angepaßt hatten, so daß diese Messungen nicht zur Auswertung der Reaktion der Stomata auf CO₂ verwendet werden.

Im Anschluß an die Messungen wurden die Blätter bei 105 °C getrocknet, gewogen und für die Analyse der Stickstoffgehalte aufgearbeitet.

Meßreihen zur Bestimmung der Respiration

Die Messungen zur Bestimmung der Respiration wurden ebenfalls an jungen, ausgewachsenen Blättern durchgeführt. Mit verdunkelter Küvette wurde der Gasaustausch bei ca. 15–20–25–30–33 °C Küvetten-Temperatur gemessen. Beim Ablesen der Meßwerte für das Protokoll wartete ich bis nach Änderung der Temperatur der CO₂-Austausch konstant war. Dies dauerte in der Regel 10 bis 20 Minuten, so daß eine Meßreihe in etwa eine Stunde dauerte.

Während der Messungen herrschten in der Küvette folgende Bedingungen:

Windgeschwindigkeit	$\approx 1.5 \text{ m s}^{-1}$
relative Luftfeuchte	$\approx 95\%$ bei 15 °C, mit steigender Temperatur fallend
Licht	$\approx 0 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Temperatur	$\approx 15 - 20 - 25 - 30 - 33^\circ\text{C}$
CO ₂ -Konzentration	≈ 360 bzw. 100 ppmV

Für die Meßreihen zur Bestimmung der Respiration wählte ich CO₂-Konzentrationen von ca. 360 bzw. 100 ppmV. Die ungewöhnlich geringe CO₂-Konzentration von 100 ppmV hat den Vorteil, daß die Hintergrundabsorption durch CO₂ gering ist, so daß auch die geringen CO₂-Austauschraten der Respiration noch ein ausreichend großes Meßsignal ergaben. Test-Messungen der Respiration bei verschiedenen CO₂-Konzentrationen wiesen keinen Einfluß der CO₂-Konzentration auf die Respiration nach (siehe Abbildung 4.3).

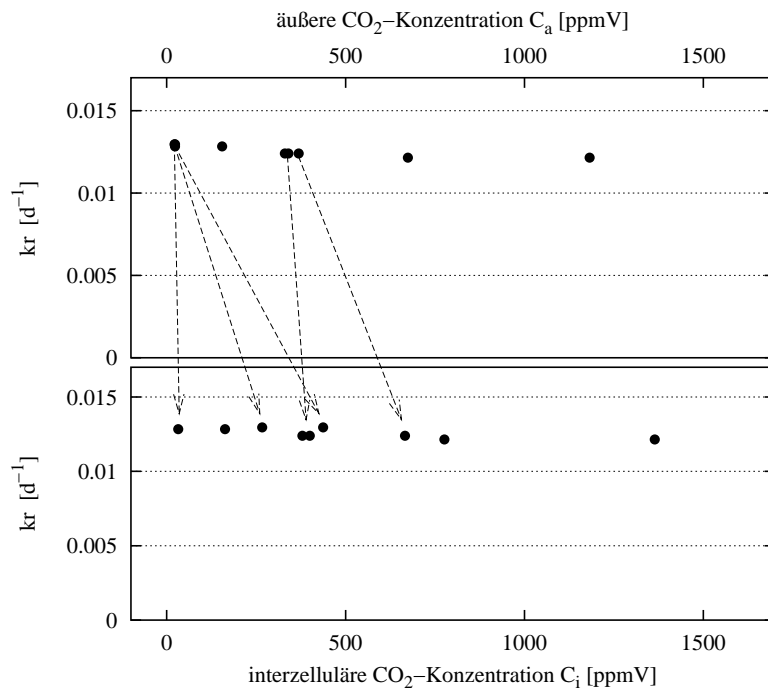


Abbildung 4.3: Direkter Einfluß der CO_2 -Konzentration auf den Respirationkoeffizient kr . Die Dunkelatmung wurde an ausgewachsenen Blättern von *Quercus ilex* bei verschiedenen äußeren CO_2 -Konzentrationen (C_a) gemessen. Die Meßreihe umfaßte einen Zeitraum von ca. fünf Stunden, in dem die Respiration langsam abnahm. Die Abnahme der Respiration wurde anhand von wiederkehrenden Messungen der Respiration bei ca. 360 ppmV CO_2 korrigiert. Die korrigierten Ergebnisse sind im oberen Teil der Abbildung in Abhängigkeit von der CO_2 -Konzentration in der Meß-Küvette (C_a) dargestellt. Während der fünf Stunden, die die Meßreihe in Anspruch nahm, ist auch die Stomatakonduktanz stark zurückgegangen. Um den Einfluß der Stomatakonduktanz auf die interzelluläre CO_2 -Konzentration (C_i) zu demonstrieren, habe ich den Respirationkoeffizienten im unteren Teil der Graphik auf C_i bezogen, auch wenn die Berechnung von C_i bei den Bedingungen der Respirationsmessung sehr ungenau ist. Die Ergebnisse der wiederholten Messungen bei geringer äußerer CO_2 -Konzentration und bei mittlerer CO_2 -Konzentration (in etwa 360 ppmV) sind durch Pfeile verbunden, wodurch der Einfluß der Stomatakonduktanz auf C_i deutlich wird. Es ist zu erkennen, daß in dieser Meßreihe weder C_a noch C_i einen Einfluß auf die gemessene Respiration hatte. Die geringen Unterschiede zwischen den korrigierten Respirationkoeffizienten liegen im Bereich der Empfindlichkeit der Detektoren.

Um die Konzentration an Kohlenhydraten in den Blättern zu variieren führten wir die Meßreihen zur Bestimmung der Respiration am Ende der Lichtperiode und nach einer ausgeprägten Dunkelperiode durch. Während der Dunkelperiode standen die Pflanzen bei ca. 22 °C in separaten verdunkelten Räumen.

Die Dunkelperioden hatten für die verschiedenen Arten folgende Dauer:

15 Stunden	<i>Acacia melanoxylon</i> , <i>Eucalyptus debeuzevillei</i> , <i>Eucalyptus niphophila</i>
24 Stunden	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Quercus robur</i>
48 Stunden	<i>Quercus ilex</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i>
94 Stunden	<i>Chenopodium album</i>

Im Anschluß an die Messungen wurden die Blätter in flüssigem Stickstoff gefroren und für die Messung des Trockengewichtes, der Stickstoffkonzentration und der Kohlenhydratkonzentration aufbereitet.

4.3 Berechnung der untersuchten Parameter

4.3.1 Aufnahme von Stickstoff

Relative Aufnahmerate für Stickstoff: RAR_N

Die relative Aufnahmerate der Feinwurzeln für Stickstoff wurde aus dem Stickstoffgehalt der gesamten Pflanze und dem Stickstoffgehalt der Feinwurzeln zu Beginn und am Ende des Experimentes berechnet. Dabei wurde vorausgesetzt, daß die Pflanze im Verlauf der Experimente mit konstanter relativer Wachstumsrate und konstanter Allokation des Stickstoffes gewachsen ist:

$$RAR_N = \left(\left(\frac{FWN_t}{FWN_0} \right)^{\frac{1}{t}} - 1 \right) \cdot \frac{GESN_t - GESN_0}{FWN_t - FWN_0} \quad [g(N) \cdot g(FWN)^{-1} \cdot d^{-1}]$$

$GESN_0$ und FWN_0 wurden aus Stickstoffkonzentration und Trockengewicht der Vergleichspflanzen berechnet, die zu Beginn des Experimentes geerntet worden sind, wobei das arithmetische Mittel aus den drei Pflanzen jeder Art gebildet wurde. $GESN_t$ und FWN_t wurden aus Stickstoffkonzentration und Trockengewicht der Pflanzen berechnet, die am Ende des Experimentes geerntet wurden.

$GESN_0$	g	Stickstoffmenge in der gesamten Pflanze zu Beginn des Experimentes
$GESN_t$	g	Stickstoffmenge in der gesamten Pflanze nach der Zeit t
FWN_0	g	Stickstoffmenge in der Feinwurzeln zu Beginn des Experimentes
FWN_t	g	Stickstoffmenge in der Feinwurzeln nach der Zeit t

4.3.2 Allokation von Stickstoff

Allokationskoeffizient für Stickstoff: kal_N

Unter der Voraussetzung, daß die Allokation von Stickstoff im Verlauf des Experimentes nach einer kurzen Anpassungsphase zu Beginn der Exposition konstant war, wurde der Allokationskoeffizient (kal_N) für die verschiedenen Organe aus der Verteilung des Stickstoffes am Ende des Experimentes berechnet:

$$\begin{aligned} \text{Blatt:} \quad kal_{N,BL} &= BLN_t / GESN_t \\ \text{Sproß:} \quad kal_{N,Sp} &= SPN_t / GESN_t \\ \text{Wurzel:} \quad kal_{N,W} &= WN_t / GESN_t \\ \text{Feinwurzel:} \quad kal_{N,Fw} &= FWN_t / GESN_t \end{aligned}$$

$GESN_t$, BLN_t , SPN_t , WN_t , FWN_t wurden aus Stickstoffkonzentration und Trockengewicht der Organe am Ende des Experimentes berechnet.

$GESN_t$	g	N-Menge der gesamten Pflanze am Ende des Experimentes
BLN_t	g	N-Menge in den Blättern einer Pflanze am Ende des Experimentes
SPN_t	g	N-Menge im Sproß einer Pflanze am Ende des Experimentes
WN_t	g	N-Menge in den Wurzeln einer Pflanze am Ende des Experimentes
FWN_t	g	N-Menge in den Feinwurzeln einer Pflanze am Ende des Experimentes

4.3.3 Allokation von Kohlenstoff

Allokationskoeffizient für Kohlenstoff: kal_C

Die Berechnung der Allokationskoeffizienten für Kohlenstoff erfolgte analog der Berechnung der Allokationskoeffizienten für Stickstoff:

$$\begin{aligned}
 \text{Blatt:} \quad & kal_{C,BL} = BLC_t / GES C_t \\
 \text{Sproß:} \quad & kal_{C,sp} = SPC_t / GES C_t \\
 \text{Wurzel:} \quad & kal_{C,W} = WC_t / GES C_t \\
 \text{Feinwurzel:} \quad & kal_{C,Fw} = FWC_t / GES C_t
 \end{aligned}$$

$GES C_t$, BLC_t , SPC_t , WC_t , FWC_t wurden aus Kohlenstoffkonzentration und Trockengewicht der Organe am Ende des Experimentes berechnet.

$GES C_t$	g	C-Menge der gesamten Pflanze am Ende des Experimentes
BLC_t	g	C-Menge in den Blättern einer Pflanze am Ende des Experimentes
SPC_t	g	C-Menge im Sproß einer Pflanze am Ende des Experimentes
WC_t	g	C-Menge in den Wurzeln einer Pflanze am Ende des Experimentes
FWC_t	g	C-Menge in den Feinwurzeln einer Pflanze am Ende des Experimentes

4.3.4 Regulation der Stomatakonduktanz

Maximale Stomatakonduktanz: g_{max}

Als maximale Stomatakonduktanz wurde die größte bei folgenden Bedingungen gemessene Konduktanz angesehen: wassergesättigter Boden; $PAR > 1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$; Luftfeuchte $> 60\%$; Temperatur $\approx 24^\circ C$ und CO_2 -Konzentration 100, 200 oder 360 ppmV.

Daneben wurden über Nagellackabzüge die morphologischen Grundlagen der maximalen Stomatakonduktanz bestimmt: Stomatadichte auf der Blattfläche und Länge des Öffnungspaltes.

Reaktion der Stomata auf CO₂: $k_{o,0}$, K_{m,C_i}

Um die Frage zu untersuchen, ob eine langfristige Exposition der Pflanzen in erhöhtem CO₂ die Reaktion der Pflanzen auf CO₂ beeinflusst, habe ich die Meßreihen, in denen verschiedene CO₂-Konzentrationen angeboten worden waren mit Hilfe des Stomatamodell von Hoffstadt ausgewertet (Hoffstadt, 2000).

Dabei bin ich von dem Standardparametersatz ausgegangen, den Johannes Hoffstadt im Rahmen seiner Dissertation entwickelt hat. Für die Bedingungen im Phytotron habe ich den Standardparametersatz leicht modifiziert (siehe Tabelle 2.4).

In einem ersten Schritt wurde die maximale gemessene Leitfähigkeit als g_{max} vorgegeben, was sinnvoll erschien, da bei geringen CO₂-Konzentrationen in der Küvette alle Umweltbedingungen das Öffnen der Stomata begünstigten: nahezu wassergesättigter Boden, hohe Strahlungsstärke und relative Luftfeucht über 60%. Im zweiten Schritt wurde die Reaktion des Modells auf die interzelluläre CO₂-Konzentration durch Variation der Parameter $k_{o,0}$ (maximale Pumprate) und K_{m,C_i} (CO₂-Sensitivität der Ionenkanäle) an die Meßergebnisse angepaßt.

Gelegentlich wurde die maximale Stomatakonduktanz schon bei der ersten CO₂-Konzentration von 360 ppmV erreicht und die Stomata öffneten im Verlauf des Tages bei den geringeren Konzentrationen von 100 bzw. 200 ppmV nicht wieder vollständig. Für die Anpassung des Modells an die Messungen habe ich diesen Tagesgang korrigiert, indem ich die Stomatakonduktanz im Modell für die Messungen bei 100 und 200 ppmV CO₂ auf die maximale Konduktanz angehoben und die zwischenzeitlich gemessenen Werte interpoliert habe. Die Qualität der Anpassungen ist in Anhang B dargestellt.

Am Ende der Auswertung ergab sich für jede Meßreihe ein Wert für die maximale Stomatakonduktanz g_{max} , die maximale Pumprate $k_{o,0}$ und die CO₂-Empfindlichkeit der Ionenkanäle K_{m,C_i} . Da $k_{o,0}$ und K_{m,C_i} in ihren Auswirkungen nicht unabhängig voneinander sind, habe ich zusätzlich das Verhältnis der beiden Parameter berechnet.

4.3.5 Photosynthese

Im Rahmen der Arbeit habe ich den Einfluß der Wachstums CO₂-Konzentration und des Stickstoffstatus auf die Abhängigkeit der Photosynthese von C_i untersucht. Als Grundlage diente das Photosynthese-Modell von Farquhar und von Caemmerer (1982).

Die Meßreihen eigneten sich allerdings nicht für eine konventionelle Auswertung anhand von V_{cmax} , zur Beschreibung der durch RubP-Carboxylierung limitierten Assimilation, und J_{max} , zur Beschreibung der durch RubP-Regeneration limitiert Assimilation, da die Anzahl der Meßpunkte innerhalb einer Meßreihe zu gering war.

Den Bereich der Assimilation, der durch RubP-Carboxylierung limitiert wird ($C_i < 250$ ppmV), habe ich daher nach Farquhar und von Caemmerer (1982) über Carboxylierungseffizienz (CE) und CO₂-Kompensationspunkt (Γ_*) beschrieben. Um den Bereich der Assimilation der durch RubP-Regeneration limitiert wird zu beschreiben habe ich die maximale Assimilationsrate (A_{max}) bei C_i -Konzentrationen über 700 ppmV bestimmt. In diesem Bereich ist die Assimilation annähernd konstant (Farquhar und von Caemmerer, 1982).

$$\begin{aligned} \text{für } C_i < 250 \text{ ppmV : } \quad A &= -(CE \cdot \Gamma_*) + CE \cdot C_i \\ \text{für } C_i > 700 \text{ ppmV : } \quad A &= A_{max} \end{aligned}$$

Die Assimilation entspricht der Differenz aus Carboxylierung und Oxygenierung mit anschließender Photorespiration. Die Assimilation ist nicht direkt meßbar, da sie durch die (mitochondriale) Respiration überlagert wird. Der meßbare Gasaustausch wird als Netto-Assimilation bezeichnet:

$$\begin{aligned} \text{Netto-Assimilation} &= \text{Assimilation} - \text{Respiration} \\ \text{Assimilation} &= \text{Netto-Assimilation} + \text{Respiration} \end{aligned}$$

Durch Bezug von Assimilation, Netto-Assimilation und Respiration auf eine Bezugsgröße (Blattfläche, Trockengewicht oder Stickstoffmenge) erhält man die Assimilationsrate (A), Netto-Assimilationsrate (A_{netto}) und Respirationsrate im Licht (Rd_{Licht}).

Carboxylierungseffizienz: CE

Die Carboxylierungseffizienz entspricht im Bereich geringer interzellulärer CO_2 -Konzentrationen ($C_i < 100$ bis 250 ppmV) der Steigung des Zusammenhanges von Assimilationsrate und C_i :

$$\begin{aligned} A_{netto} &= (A_{netto,0} + CE \cdot C_i) \\ A &= (A_{netto,0} + CE \cdot C_i) + Rd_{Licht} \\ CE &= \frac{A - Rd_{Licht} - A_{netto,0}}{C_i} \\ CE &= \frac{A_{netto,C_i} - A_{netto,0}}{C_i} \quad [mol \cdot g^{-1} \cdot s^{-1} \cdot ppmV^{-1}] \end{aligned}$$

$A_{netto,0}$ ist die theoretische Netto-Assimilationsrate bei C_i gleich Null. CE wurde aus den Ergebnissen der Gaswechsellmessungen, Trockengewicht und Stickstoffkonzentration der Blätter berechnet. Die Einheit von CE hängt dabei von der Bezugsgröße der Netto-Assimilationsrate ab.

CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation: Γ_*

Als CO_2 -Kompensationspunkt (Γ) wird die interzelluläre CO_2 -Konzentration bezeichnet, an der die Kohlenstoffassimilation durch Carboxylierung die Kohlenstofffreisetzung durch

Photorespiration und Respiration gerade ausgleicht. Der CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_\star) entspricht der interzellulären CO_2 -Konzentration, bei der sich Carboxylierung und Oxygenierung (mit anschließender Photorespiration) gerade ausgleichen:

für $A = 0$ gilt:

$$0 = (A_{\text{netto},0} + CE \cdot \Gamma_\star) + Rd_{\text{Licht}}$$

$$\Gamma_\star = \frac{-A_{\text{netto},0} - Rd_{\text{Licht}}}{CE} \quad [\text{ppmV}]$$

Maximale Assimilationsrate: A_{max}

Bei C_i größer 700 ppmV wird eine Assimilationsrate erreicht, die auch bei höherem C_i kaum übertroffen wird: A_{max} .

$$A_{\text{max}} = A_{\text{netto,max}} + Rd_{\text{Licht}} \quad [\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}]$$

Respirationsrate im Licht: Rd_{Licht}

In der Regel wurde am Ende der Meßreihe zur Bestimmung der Assimilation eine Messung mit abgedunkeltem Blatt angeschlossen, aus der die Respirationsrate (Rd) berechnet wurde. Die mitochondriale Respiration im Licht (Rd_{Licht}) beträgt in etwa 50% der mitochondrialen Respiration im Dunkeln (Peisker et al., 1981).

In den anderen Fällen wurde die Respirationsrate aus der Stickstoffkonzentration der Blätter abgeleitet, wie sie anhand der Respirationsmessungen bestimmt wurden (siehe Abbildung 5.58). Die Ergebnisse unterschieden sich zwischen Pflanzen, die in aktueller (a) und erhöhter (e) CO_2 -Konzentration exponiert waren:

$$Rd_{\text{Licht},a} = (-0.034 + 0.012 \cdot N^{0.504}) \cdot 0.43 \cdot 0.5 \quad [\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}]$$

$$Rd_{\text{Licht},e} = (-0.003 + 0.003 \cdot N^{0.786}) \cdot 0.43 \cdot 0.5 \quad [\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}]$$

Der Faktor 0.43 entspricht der Umrechnung des Respirationskoeffizienten auf die Respirationsrate ¹⁾. Der Faktor 0.5 entspricht dem Verhältnis von Dunkel-Respiration im Licht zu Dunkel-Respiration im Dunkeln (Peisker et al., 1981).

¹⁾ $Rd = (0.45 \text{ g(C) g(TG)}^{-1} / 86400 \text{ s d}^{-1} / 12 \cdot 10^{-6} \text{ g } \mu\text{mol(C)}^{-1}) \cdot kr$

A	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ g(TG)}^{-1} \text{ s}^{-1}$	Assimilationsrate
A_{max}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ g(TG)}^{-1} \text{ s}^{-1}$	maximale Assimilationsrate bei $C_i > 700 \text{ ppmV}$
A_{netto}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ g(TG)}^{-1} \text{ s}^{-1}$	Netto-Assimilationsrate
$A_{netto,0}$	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ g(TG)}^{-1} \text{ s}^{-1}$	Netto-Assimilationsrate bei $C_i = 0$
CE	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ g(TG)}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ ppmV}^{-1}$	Carboxylierungseffizienz
C_i	ppmV	interzelluläre CO_2 -Konzentration
Rd_{Licht}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ s}^{-1}$	Respirationsrate im Licht
Γ	ppmV	CO_2 -Kompensationspunkt der Netto-Assimilation
Γ_*	ppmV	CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation

4.3.6 Respiration

Die Respiration wurde im Verlauf einer Stunde bei verschiedenen Temperaturen gemessen. Für die Auswertung nehme ich an, daß sich Trockengewicht, Stickstoffkonzentration und Konzentration an löslichen Kohlenhydraten in dieser Zeit nicht oder nur geringfügig verändert haben. Der Einfluß der Temperatur wurde isoliert, indem anhand der Meßreihen die Temperaturabhängigkeit der Respiration (Q_{10}) und der Respirationskoeffizient bei Standardtemperatur 25°C (kr) berechnet wurden.

Anhand von Messungen des Gaswechsels im Dunkeln, wenn Carboxylierung und Photore-spiration gleich Null sind, kann die Respiration bestimmt werden:

$$-A_{netto} = Rd \quad \text{für Carboxylierung und Oxygenierung} = 0$$

Temperaturabhängigkeit der Respiration: Q_{10}

Aus einer Meßreihe wurde die Dunkelatmung bei Standardtemperatur 25°C (A_{25}) und die Temperaturempfindlichkeit der Respiration (Q_{10}) berechnet, indem folgende Funktion an die Messungen bei verschiedenen Temperaturen angepaßt wurde:

$$Rd = Rd_{25} \cdot Q_{10}^{\left(\frac{t-25}{10}\right)}$$

Respirationskoeffizient: kr

Aus der Respiration bei 25°C (A_{25}), Trockengewicht (TG) und Kohlenstoffkonzentration des Meßblattes ($0.45 \text{ g(C)} \cdot \text{g(TG)}^{-1}$) wurde der Respirationskoeffizient pro Kohlenstoff (kr) berechnet:

$$kr = Rd_{25} \cdot \frac{12 \cdot 10^{-6} [g(C) \mu\text{mol(C)}^{-1}]}{TG \cdot 0.45 [g(C) g(TG)^{-1}]} \cdot 86400 [s d^{-1}] \quad [d^{-1}]$$

Respirationskoeffizient pro Stickstoff: kr_n

Der Respirationskoeffizient sollte in etwa proportional zum Stickstoffgehalt sein, sofern eine geringe Kohlenhydratkonzentration die Atmung nicht limitiert. Daher wurde zusätzlich der Respirationskoeffizient pro Stickstoff (kr_n) berechnet:

$$kr_n = Rd_{25} \cdot \frac{12 \cdot 10^{-6} [g(C) \mu mol(C)^{-1}]}{TG \cdot N_{konz}} \cdot 86400 [s d^{-1}] \quad [g(C) \cdot g(N)^{-1} \cdot d^{-1}]$$

kr	d^{-1}	Respirationskoeffizient
kr_n	d^{-1}	Respirationskoeffizient pro Stickstoff
Rd	$\mu mol(CO_2) s^{-1}$	Respirationsrate
Rd_{25}	$\mu mol(CO_2) \cdot s^{-1}$	Respirationsrate bei 25°C
t	°C	Blattemperatur
TG	g	Trockengewicht
N_{konz}	$g(N) \cdot g(TG)^{-1}$	Stickstoffkonzentration

4.4 Auswertung der Ergebnisse

Im Rahmen der Auswertung wurden die Ergebnisse auf die Stickstoffkonzentration der Pflanzen bezogen. Die Stickstoffkonzentration diente als Proxi-Wert für das langfristig mittlere Verhältnis von löslichen Stickstoff- zu Kohlenstoffverbindungen im Verlauf der Exposition (Ågren, 1994).

In Anlehnung an die strukturellen Modelle im Kapitel „Systemanalyse“ und an die Übersicht im Kapitel „Stand des Wissens“ gehe ich davon aus, daß die löslichen Stickstoff- und Kohlenstoffverbindungen, insbesondere ihr Verhältnis zueinander (der Stickstoffstatus) regulierende Eigenschaften auf verschiedene Prozesse im Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt der Pflanzen besitzen. Zum Zeitpunkt der Experimente im Phytotron war jedoch noch nicht bekannt, zu welchen Zeitpunkten und in welchen Organen welche Verbindungen bestimmt werden müßten, insbesondere welche löslichen Stickstoffverbindungen, um eine sinnvolle Aussage zum Stickstoffstatus der Pflanze zu erhalten. Ich nutze daher das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff in der Biomasse als Proxi-Wert für den Stickstoffstatus.

Die Auswertung der Ergebnisse erfolgte in der Regel in vier Schritten:

1. Berechnung der Zustandsgrößen und der relevanten Parameter der untersuchten Prozesse.
2. Quantitative Bestimmung des Zusammenhanges der Ergebnisse mit der Stickstoffkonzentration, getrennt für die zwei CO₂-Varianten und graphische Darstellung. In der Regel wird der Einfluß von Stickstoff- und CO₂-Konzentration auf die untersuchten Größen schon hier deutlich.
3. Statistische Auswertung:

Berechnung der „CO₂-Response-Faktoren“ (R_{CO_2}):

$$R_{CO_2} = \frac{X_e}{X_a}$$

X_e und X_a sind dabei die Ergebnisse der Messungen an der Pflanze aus erhöhter CO₂-Konzentration (X_e) und an der korrespondierenden Pflanze aus aktueller CO₂-Konzentration (X_a). Die CO₂-Response-Faktoren wurden logarithmisch transformiert, da die Verteilung der CO₂-Response-Faktoren durch die Division systematisch verzerrt war. Durch die logarithmische Transformation wird diese Verzerrung korrigiert. Auf Basis der transformierten CO₂-Response-Faktoren konnte der Einfluß der CO₂-Konzentration anhand der arithmetischen Mittelwerte und anschließend dem Students t-Test überprüft werden. Als Signifikanzniveau wurde in der Regel eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% angenommen (Köhler et al., 1996).

Der dabei gebildete arithmetische Mittelwert aus den transformierten CO₂-Response-Faktoren (\bar{r}_{CO_2}) entspricht nach Rücktransformation dem geometrischen Mittelwert auf nicht transformierter Skala.

Mittelwert der CO₂-Response-Faktoren (\bar{r}_{CO_2}):

$$\bar{r}_{CO_2} = e^{\left(\frac{1}{k} \sum_{i=1}^k (\ln(R_{CO_2})_i)\right)} = \sqrt[k]{(R_{CO_2})_1 \cdot (R_{CO_2})_2 \cdot \dots \cdot (R_{CO_2})_k}$$

Für die Zustandsgrößen wurde in analoger Weise der Einfluß der Stickstoff-Düngung auf die Ergebnisse bestimmt, wobei zur Berechnung des N-Response-Faktors die Ergebnissen aus Düngestufe N0 und N25 zugrunde gelegt wurden:

$$R_N = \frac{X_{N25}}{X_{N0}}$$

$$r_N = e^{\left(\frac{1}{k} \sum_{i=1}^k (\ln(R_N)_i)\right)} = \sqrt[k]{(R_N)_1 \cdot (R_N)_2 \cdot \dots \cdot (R_N)_k}$$

4. Statistische Auswertung nach Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen der CO₂-Varianten:

Im letzten Schritt der Auswertung wurden die Ergebnisse für die Statistik um den Einfluß der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen in der Biomasse korrigiert. Aus allen ausgewerteten Messungen wurde nach dem Marquardt-Levenberg Algorithmus zur Minimierung der Abweichungsquadrate eine Funktion (f(n)) für den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und untersuchter Größe an die ermittelten Daten angepaßt. Die Daten wurden anhand dieser Funktion auf das korrigierte Ergebnis bei Standard-Stickstoffkonzentration 30 mg g(TG)⁻¹ umgerechnet (X_n) (siehe auch Abbildung 4.4):

$$X_{(nkor)} = \frac{X_{(n_{gemessen})}}{f(n_{gemessen})} \cdot f(30 \text{ mg g}^{-1})$$

Die Ergebnisse der Respirationmessungen wurden zusätzlich in analoger Weise um verschiedene Kohlenhydratkonzentrationen korrigiert, wobei alle Messungen auf eine Glucose-Konzentration von 0.5 g(N)⁻¹ bezogen wurden.

Die um die unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen korrigierten Ergebnisse wurden über CO₂-Response-Faktoren, logarithmische Transformation, Mittelwert und t-Test ausgewertet.

Zusammenfassung von Arten nach funktionalen Aspekten: Artengruppen

Für die folgenden Aspekte der Auswertung erschien es sinnvoll die Arten aus dem Experiment im Phytotron in drei Artengruppen zusammenzufassen: die Stickstoffaufnahme der stickstofffixierenden Arten unterschied sich deutlich von der Aufnahme der anderen Arten, Stomataleitfähigkeit und Photosynthese von Laubbäumen (inklusive Fixierern) unterschied sich deutlich von den Werten der Nadelbäume. Die Ergebnisse von *Chenopodium album* wurden jeweils getrennt ausgewertet (Ausnahme: Respiration). Die Artengruppen setzen sich aus folgenden Arten zusammen:

- **Stickstofffixierer:** *Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata*, *Alnus glutinosa*
- **Laubbäume:** *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Eucalyptus pauciflora*, *Quercus ilex*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*
- **Nadelbäume:** *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii*
- ***Chenopodium album***

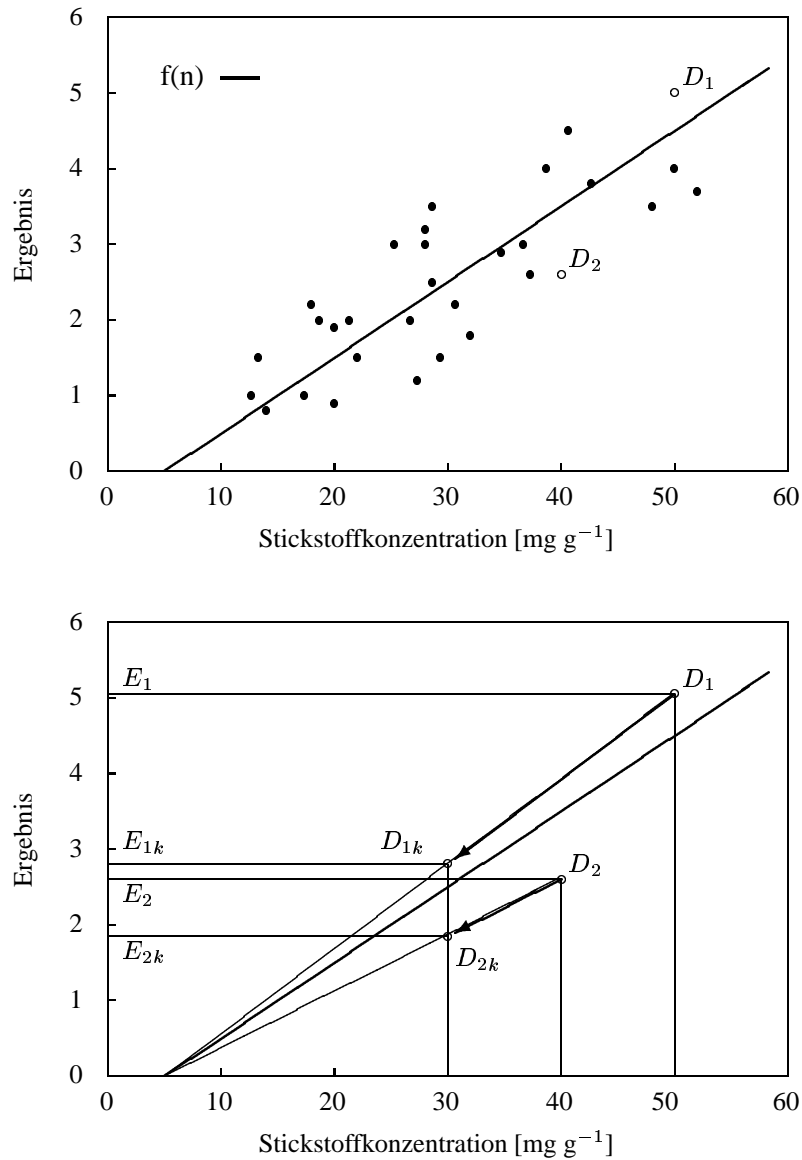


Abbildung 4.4: Korrektur der Ergebnisse um die verschiedenen Stickstoffkonzentrationen. In einem ersten Schritt (obere Abbildung) wurde eine Funktion ($f(n)$) an den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und untersuchter Größe angepaßt. Die Datengrundlage für diese Funktion waren alle Daten, die nachher in die Auswertung einfließen; unabhängig von Art, CO₂-Konzentration oder Düngestufe. Ausgewertet wurden alle Daten, zu denen ein Ergebnis für die gleiche Art und Düngestufe, aber verschiedene CO₂-Konzentration vorhanden war. Mit D_1 und D_2 soll ein solches Paar gekennzeichnet sein. Im zweiten Schritt wurden die Ergebnisse anhand der Ausgleichsfunktion $f(n)$ auf die Stickstoffkonzentration 30 mg(N) g(TG)⁻¹ korrigiert (D_{1k} und D_{2k}), wobei das mit der Stickstoffkonzentration n gemessene Ergebnis E_n durch den zugehörigen Funktionswert $f(n)$ dividiert wurde und mit dem Funktionswert für die Stickstoffkonzentration $n=30$ mg g⁻¹ multipliziert wurde: $E_k = E_n / f(n) * f(30 \text{ mg g}^{-1})$. Der Strahlensatz besagt, daß dabei das Verhältnis von Ergebnis zu Funktionswert erhalten bleibt. Um den stickstoffkorrigierten Einfluß auf das Ergebnis zu berechnen wurde der Quotient der korrigierten Ergebnisse gebildet: $R_{CO_2(n \text{ kor})} = E_{2k} / E_{1k}$.

Kapitel 5

Ergebnisse

Das Kapitel ist in zwei Teile untergliedert: der erste Abschnitt gibt eine Übersicht über den Einfluß von Stickstoffangebot und CO₂-Konzentration auf relevante Zustandsgrößen im System Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen, um den Zustand des Systems zu charakterisieren. Im zweiten Abschnitt folgen die Ergebnisse der Prozeßstudien zur Aufnahme und Allokation von Stickstoff, zur Regulation der Stomatakonduktanz, zu Photosynthese und Respiration.

Gegenübergestellt werden in der Regel Ergebnisse aus Messungen an Pflanzen die unter aktueller CO₂-Konzentration (im Folgenden auch „a“ bzw. „360 ppmV“ genannt) und unter erhöhter CO₂-Konzentration (im Folgenden auch „e“, für das Phytotron „1000 ppmV“, für das FACE-Experiment „510 ppmV“ genannt) gewachsen waren. Dargestellt werden zunächst jeweils die Ergebnisse für die einzelnen Arten. Anschließend folgt der Vergleich auf der Basis aller Messungen. In der Regel liegen dabei die Ergebnisse aller vorgestellten Arten zugrunde. Wenn nicht alle Arten zugrunde liegen, wird dies explizit genannt.

Im Mittelpunkt steht die Frage, inwieweit eine unter erhöhter CO₂-Konzentration induzierte Änderung des Stickstoffstatus der Pflanzen die Reaktion auf eine erhöhte CO₂-Konzentration erklären kann. Als Stickstoffstatus war das Verhältnis der löslichen Stickstoff-Verbindungen zu den löslichen Kohlenstoff-Verbindungen definiert. Langfristig spiegelt sich das Verhältnis dieser Verbindungen im Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff in der Biomasse wieder.

Stickstoffkonzentration als Stellvertreter für den Stickstoffstatus: Das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff wies in in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage eine sehr enge Korrelation zur Stickstoffkonzentration in der Biomasse auf, da das Verhältnis von Kohlenstoff zu Trockengewicht ($f [g(C) g(TG)^{-1}]$) annähernd konstant war.

$$\text{N-Konzentration} = f \cdot \frac{\text{N-Menge}}{\text{C-Menge}}$$

Diese Korrelation wurde auch durch die unterschiedliche CO₂-Konzentration nicht beeinflusst (siehe Abbildung 5.1 und Tabelle 5.1). Da in der Literatur die Angaben der Stickstoffkonzentration das geläufigere Maß ist, habe ich bei Auswertung und Darstellung der Ergebnisse die Stickstoffkonzentration als Stellvertreter für den Stickstoffstatus gewählt.

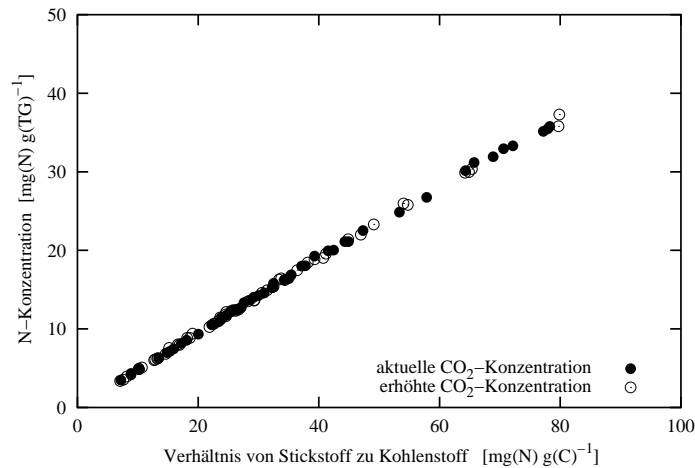


Abbildung 5.1: Zusammenhang von Stickstoffkonzentration der gesamten Pflanzen und Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff im Trockengewicht auf der Basis aller Pflanzen aus dem Experiment im Phytotron.

Tabelle 5.1: Proportionalitätsfaktoren zwischen N-Konzentration und N/C-Verhältnis in der Biomasse (f : g(C) g(TG)^{-1}). Aktuelle CO_2 -Konzentration (f_a); erhöhte CO_2 -Konzentration (f_e). Mittelwert und Standardabweichung für die gesamten Pflanzen und die Organe Blatt, Sproß, Wurzel und Feinwurzel auf der Basis aller Pflanzen aus dem Experiment im Phytotron.

	f_a	f_e
Gesamt	0.468 ± 0.0014	0.470 ± 0.0015
Blatt	0.487 ± 0.0013	0.487 ± 0.0015
Sproß	0.457 ± 0.0029	0.460 ± 0.0027
Wurzel	0.453 ± 0.0034	0.452 ± 0.0032
Feinwurzel	0.422 ± 0.0047	0.440 ± 0.0037

5.1 Zustandsgrößen

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse zum Einfluß von Stickstoffernährung bzw. Stickstoffstatus und Wachstums CO_2 -Konzentration auf folgende Zustandsgrößen im System Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanze vorgestellt:

- Stickstoffmenge in den Organen und in der gesamten Pflanze
- Trockengewicht der Organe und der gesamten Pflanze
- Konzentration folgender Kohlenhydrate im Blatt
 - Glucose
 - Fructose
 - Saccharose
 - Stärke
- Stickstoffkonzentration in den Organen und in der gesamten Pflanze

Tabelle 5.2: Stickstoffmenge im Erntegut (Angabe in mg) aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage (*Chenopodium album*) aus aktueller (360ppmV) und erhöhter (1000 bzw. 510ppmV) CO₂-Konzentration. Sp. Sproß, Bl. Blatt, W. Wurzel, Fw. Feinwurzel, Ges. gesamte Pflanze, t₀ Ernte zu Beginn des Experimentes, N0 bis N25 Düngestufen.

CO ₂ -Konzentration		aktuell					erhöht				
Art	Dg.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
<i>Acacia dealbata</i>	t ₀	98	280	51	106	536	98	280	51	106	536
	N0	185	1523	44	201	1955	97	541	20	168	828
	N1	265	1801	41	260	2368	562	2835	58	271	3726
	N5	980	2640	160	202	3984	433	3458	57	419	4368
	N25	455	2197	91	186	2931	444	2327	104	182	3058
<i>Acacia melanoxylon</i>	t ₀	114	198	68	119	501	114	198	68	119	501
	N0	189	936	45	93	1265	369	1350	83	230	2033
	N1	631	2665	76	353	3727	626	1669	89	259	2644
	N5	1040	2259	106	148	3555	1221	3167	148	214	4752
	N25	1029	2610	141	397	4178	2268	4384	176	289	7119
<i>Eucalyptus debeuzevillei</i>	t ₀	60	348	47	73	530	60	348	47	73	530
	N0	81	612	28	57	778	108	617	28	96	851
	N1	228	1061	13	135	1438	113	597	29	61	802
	N5	160	802	27	64	1055	377	1692	41	129	2241
	N25	317	1617	71	185	2192	326	1373	57	148	1905
<i>Eucalyptus niphophila</i>	t ₀	81	472	55	87	697	81	472	55	87	697
	N0	68	460	43	83	656	90	545	14	56	706
	N1	122	534	53	82	793	97	702	33	49	882
	N5	216	1223	35	178	1653	235	1242	52	141	1672
	N25	263	1264	59	162	1749	365	1472	84	173	2096
<i>Eucalyptus pauciflora</i>	t ₀	83	382	51	73	590	83	382	51	73	590
	N0	74	458	27	88	649	70	274	31	64	440
	N1	135	851	20	91	1099	180	677	32	73	963
	N5	104	549	29	56	740	151	586	40	54	832
	N25	252	1435	92	144	1923	432	1759	85	126	2403
<i>Quercus ilex</i> 1	t ₀	214	389	168	37	810	214	389	168	37	810
	N0	360	749	274	243	1627	346	700	425	230	1703
	N1	654	1176	425	309	2566	332	686	388	237	1645
	N5	533	1069	233	101	1938	432	799	288	61	1582
	N25	1190	2674	587	304	4756	822	1268	367	160	2619
<i>Quercus ilex</i> 2	t ₀	214	389	168	37	810	214	389	168	37	810
	N0	106	109	95	36	348	58	95	56	42	252
	N1	286	629	155	108	1179	85	21	70	3	180
	N5	232	167	79	43	523	1040	1467	259	175	2942
	N25	270	304	124	160	859	782	917	148	253	2100
<i>Quercus robur</i>	t ₀	75	4	115	15	211	75	4	115	15	211
	N0	77	77	38	17	211	72	83	100	21	278
	N1	78	93	69	16	257	81	159	140	59	441
	N5	127	266	178	69	641	496	809	191	79	1577
	N25	569	980	539	250	2339	567	796	624	237	2226
<i>Fagus sylvatica</i>	t ₀	51	17	49	20	138	51	17	49	20	138
	N0	24	33	19	29	105	19	36	7	34	98
	N1	166	291	115	197	771	265	173	171	195	805
	N5	1136	740	499	659	3036	255	223	46	177	703
	N25	671	735	232	307	1947	2950	2150	443	602	6146

Tabelle 5.3: Stickstoffmenge im Erntegut: Fortsetzung

CO ₂ -Konzentration		aktuell					erhöht				
Art	Dg.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
<i>Alnus glutinosa</i>	t ₀	25	13	10	7	57	25	13	10	7	57
	N0	23	34	31	21	110	28	32	12	21	95
	N1	235	674	86	197	1194	191	555	68	94	909
	N5	217	745	70	130	1163	590	1353	154	177	2277
	N25	759	1994	175	233	3163	1021	1634	186	282	3125
<i>Pinus sylvestris</i>	t ₀	16	76	7	26	126	16	76	7	26	126
	N0	16	81	5	46	148	8	29	7	41	87
	N1	54	354	34	164	608	61	220	19	77	379
	N5	87	549	16	133	787	129	817	52	220	1219
	N25	134	577	76	143	931	174	872	112	236	1396
<i>Picea abies</i>	t ₀	39	68	8	24	141	39	68	8	24	141
	N0	26	52	11	55	145	36	73	10	64	183
	N1	186	369	41	218	817	240	369	45	257	913
	N5	735	1152	172	516	2577	928	1476	236	466	3107
	N25	786	1107	170	544	2608	1318	2232	278	447	4277
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	t ₀	49	129	25	32	236	49	129	25	32	236
	N0	27	123	20	60	232	19	53	10	72	155
	N1	91	207	39	231	569	43	130	44	81	299
	N5	74	166	32	121	395	131	307	27	103	570
	N25	106	244	26	267	645	113	398	45	128	685
<i>Chenopodium album</i>	t ₀	2.1	4.2	—	6.1	12.4	2.1	4.2	—	6.1	12.4
	N0	1.6	6.9	—	3.0	11.5	2.8	7.5	—	7.8	18.2
	N0	2.6	5.7	—	8.8	17.1	1.5	7.7	—	10.5	19.7
	N1	6.6	20.9	—	20.7	48.2	29.3	28.5	—	28.6	86.5
	N1	11.0	40.5	—	17.1	68.5	22.1	38.7	—	35.6	96.4
	N5	95	172	—	55	323	128	234	—	63	426
	N5	102	195	—	42	340	140	214	—	87	442
	N25	575	850	—	167	1593	468	854	—	143	1465
	N25	661	739	—	125	1527	762	1076	—	240	2079

5.1.1 Stickstoffmenge

In Tabelle 5.2 ist die Stickstoffmenge im Erntegut aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage (*Chenopodium album*) für die einzelnen Arten angegeben. Die Mittelwerte der Stickstoffmengen aus den verschiedenen Arten sind in Abbildung 5.2 gegen die Stickstoffkonzentration der Nährlösungen und die Stickstoffkonzentration der Pflanzen aufgetragen. In Tabelle 5.11 sind die Mittelwerte mit den Ergebnissen der Statistik zusammengestellt. Aus dem Experiment im Phytotron wurden folgende Arten für die Mittelwertbildung berücksichtigt: *Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Eucalyptus pauciflora*, *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und *Pseudotsuga menziesii*. *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex* wurden nicht berücksichtigt.

Vergleich der Nährstoffvarianten: Eine höhere Konzentration der Nährlösung hatte sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment in beiden CO₂-Konzentrationen eine hö-

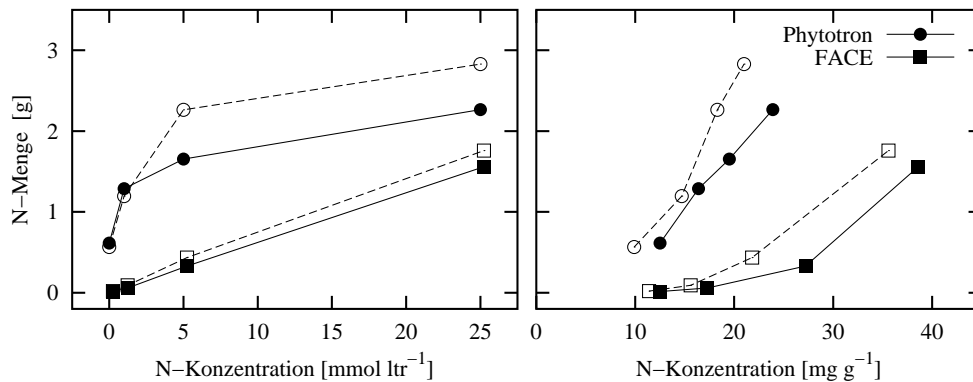


Abbildung 5.2: Mittelwerte der Stickstoffmenge in den Pflanzen zum Ende der Expositionsperioden in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Nährlösung (linke Graphik) und in Zusammenhang mit der Stickstoffkonzentration in den Pflanzen (rechte Graphik). Die Ergebnisse von *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex* gingen nicht in die Mittelwertbildung ein. Dunkle Symbole: aktuelle CO₂-Konzentration; helle Symbole erhöhte CO₂-Konzentration. Mit zunehmender Stickstoffkonzentration in der Nährlösung stieg die Stickstoffmenge im Gewebe. Eine erhöhte CO₂-Konzentration hatte eine höhere Stickstoffmenge in den Pflanzen zur Folge (Ausnahme: N0 und N1 im Phytotron). Bei gleicher Stickstoffkonzentration im Gewebe enthielten die Pflanzen aus erhöhter CO₂-Konzentration deutlich mehr Stickstoff.

here Menge an Stickstoff in den Pflanzen zur Folge (Abbildung 5.2 und Tabelle 5.4). Der Einfluß steigender Stickstoffdüngung auf die Stickstoffmenge war in den Organen Sproß und Blatt stärker ausgeprägt als in Wurzel und Feinwurzel (r_N in Tabelle 5.4).

Vergleich der CO₂-Varianten: Die Pflanzen, die unter erhöhten CO₂-Konzentrationen gewachsen waren enthielten im Mittel bei der Ernte mehr Stickstoff als die Pflanzen, die unter aktueller CO₂-Konzentration gewachsen waren (Phytotron +8%; FACE +3%) (Abbildung 5.2 und Tabelle 5.4). Im Phytotron-Experiment war der Unterschied im Sproß (+18%) am deutlichsten ausgeprägt, im FACE-Experiment bei Sproß (+40%) und Feinwurzel (+52%). Relativ gering ausgeprägt war in beiden Experimenten der Unterschied zwischen den CO₂-Varianten bei Stickstoffmenge im Blatt (Phytotron +7%; FACE +18%).

Einfluß von CO₂; Vergleich der Nährstoffvarianten: Im Phytotron enthielten nur die Pflanzen in Düngestufe N5 und N25 unter erhöhtem CO₂ im Mittel mehr Stickstoff als die Pflanzen unter 360 ppmV (N5 +47%; N25 +19%), während die Pflanzen in Düngestufe N0 und N1 sogar weniger Stickstoff enthielten (N0 -11%; N1 -12%). Im FACE-Experiment enthielten die Pflanzen aus erhöhtem CO₂ in allen Düngestufen mehr Stickstoff als die Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration (Tabelle 5.4).

Einfluß von CO₂ bei korrigierter Stickstoffkonzentration: Bei einem Vergleich der CO₂-Varianten nach Korrektur der induzierten Änderung der Stickstoffkonzentration (r_{nkorrr}) enthielten die Gesamt-Pflanzen, die unter erhöhtem CO₂ gewachsen waren im Phytotron-Experiment 23%, im FACE-Experiment 71% mehr Stickstoff als die Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration (Abbildung 5.2 und Tabelle 5.4).

Tabelle 5.4: Mittelwerte der Stickstoffmengen im Erntegut aus den Experimenten im Phytotron (obere Hälfte der Tabelle, ohne *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex*) und auf der FACE-Anlage (untere Hälfte der Tabelle) aus aktueller (360 ppmV) und erhöhter (1000 bzw. 510 ppmV) CO₂-Konzentration. Daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (r_{CO_2}) und die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren für die gesamten Pflanzen nach Korrektur der durch erhöhtes CO₂ induzierten Unterschiede der Stickstoffkonzentration (r_{nkorrr}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, Sp. Sproß, Bl. Blatt, W. Wurzel, Fw. Feinwurzel, Ges. gesamte Pflanze, t_0 Ernte zu Beginn des Experimentes, N0 bis N25 Düngestufen, r_N Stickstoff-Response-Faktor, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

Phytotron																	
CO ₂	aktuell						erhöht					r_{CO_2}				r_{nkorrr}	
	k	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Ges.
t_0	30	64	198	44	57	363	64	198	44	57	363						
N0	10	77	436	30	73	615	90	360	32	84	566	1.00	0.78	0.86	1.10	0.89	*1.28
N1	10	203	861	48	175	1287	220	792	56	129	1196	0.96	0.89	1.15	0.75	0.88	1.09
N5	10	374	1036	83	162	1655	470	1491	100	201	2262	*1.52	*1.55	1.29	1.25	*1.47	*1.84
N25	10	468	1403	144	252	2266	703	1725	176	225	2829	*1.32	1.22	*1.23	0.91	*1.19	*1.57
r_N	10	*6.59	*5.37	*4.19	*3.91	*5.05	*8.73	*8.38	*5.34	*3.23	*6.76						
\mathcal{M}	40											*1.18	1.07	1.12	0.91	1.08	*1.23

FACE																	
CO ₂	aktuell						erhöht					r_{CO_2}				r_{nkorrr}	
	k	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Ges.
t_0	3	2	4	—	6	12	2	4	—	6	12						
N0	2	2	6	—	6	14	2	8	—	9	19	1.02	1.22	—	1.54	1.33	1.61
N1	2	9	31	—	19	59	26	33	—	33	92	2.83	1.08	—	1.74	1.56	1.91
N5	2	99	183	—	49	331	135	225	—	76	435	1.37	1.23	—	1.53	1.31	2.06
N25	2	618	794	—	147	1560	608	961	—	190	1759	0.98	1.21	—	1.29	1.13	1.33
r_N	2	303	126	—	24	103	292	125	—	21	93						
\mathcal{M}	8											1.40	*1.18	—	*1.52	*1.33	*1.71

Tabelle 5.5: Trockengewicht des Erntegutes (Angabe in g) aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage (*Chenopodium album*) aus aktueller und erhöhter (1000 bzw. 510 ppmV) CO₂-Konzentration. Sp. den Sproß, Bl. Blatt, W. Wurzel, FW. Feinwurzel, Ges. gesamte Pflanze, t₀ Ernte zu Beginn des Experimentes, N0 bis N25 Düngestufen.

CO ₂ -Konzentration		aktuell					erhöht				
Art	Dg.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
<i>Acacia dealbata</i>	t ₀	4.7	6.3	2.5	2.7	16.1	4.7	6.3	2.5	2.7	16.1
	N0	16.1	32.5	3.0	7.7	59.4	8.6	17.2	1.7	8.0	35.5
	N1	21.4	38.8	3.4	10.6	74.2	56.8	69.3	5.9	12.5	144.5
	N5	81.7	52.2	8.6	6.4	149.0	34.1	65.9	3.5	13.7	117.2
	N25	28.0	41.9	4.2	7.8	82.0	30.2	44.3	4.3	6.6	85.4
<i>Acacia melanoxylon</i>	t ₀	5.1	4.6	3.3	2.6	15.7	5.1	4.6	3.3	2.6	15.7
	N0	11.6	22.5	4.7	3.2	42.0	37.3	38.1	9.2	7.8	92.4
	N1	42.1	55.8	5.1	9.0	111.9	34.0	41.7	5.3	7.4	88.5
	N5	46.3	45.5	4.5	3.9	100.2	71.4	72.7	7.1	5.3	156.6
	N25	50.7	52.0	6.6	9.6	118.9	120.7	102.2	7.7	7.0	237.5
<i>Eucalyptus debeuzevillei</i>	t ₀	6.0	16.1	3.4	3.2	28.6	6.0	16.1	3.4	3.2	28.6
	N0	18.8	44.3	5.4	5.2	73.8	22.7	65.0	6.3	12.1	106.0
	N1	36.8	63.6	4.1	10.1	114.5	16.0	42.7	4.4	4.8	67.9
	N5	19.5	36.8	2.2	3.9	62.5	41.0	81.8	5.1	9.7	137.6
	N25	30.3	69.4	5.5	8.6	113.7	28.1	56.5	3.8	8.8	97.3
<i>Eucalyptus niphophila</i>	t ₀	9.7	25.3	5.8	5.7	46.4	9.7	25.3	5.8	5.7	46.4
	N0	14.6	32.9	4.2	5.5	57.2	19.6	52.5	2.6	5.2	79.8
	N1	20.1	36.1	5.3	6.1	67.6	16.0	50.9	4.4	4.8	76.1
	N5	28.1	58.3	3.5	9.1	99.0	31.0	68.6	6.0	8.9	114.6
	N25	24.9	58.5	4.0	9.8	97.2	36.6	68.2	5.8	9.5	120.0
<i>Eucalyptus pauciflora</i>	t ₀	9.0	16.5	4.0	3.4	32.9	9.0	16.5	4.0	3.4	32.9
	N0	20.1	45.9	6.0	7.4	79.4	20.0	42.9	3.8	5.5	72.2
	N1	20.5	48.1	3.0	5.5	77.2	30.6	52.1	5.4	5.8	94.0
	N5	13.4	25.7	2.9	3.6	45.5	16.4	32.9	2.6	3.9	55.8
	N25	25.2	57.4	4.7	8.7	96.0	38.3	77.2	5.2	6.8	127.4
<i>Quercus ilex</i> 1	t ₀	52.0	35.4	42.8	4.6	134.8	52.0	35.4	42.8	4.6	134.8
	N0	90.0	72.7	52.8	18.0	233.5	99.1	81.4	76.1	17.5	274.1
	N1	94.8	94.1	63.6	22.3	274.8	75.6	72.2	72.0	21.4	241.2
	N5	71.2	70.4	33.9	8.7	184.1	75.9	70.2	47.3	5.0	198.4
	N25	135.3	161.1	57.0	20.7	374.1	95.7	89.4	43.7	10.4	239.2
<i>Quercus ilex</i> 2	t ₀	52.0	35.4	42.8	4.6	134.8	52.0	35.4	42.8	4.6	134.8
	N0	38.2	12.8	28.8	3.8	83.5	22.4	13.6	27.0	8.7	71.7
	N1	65.0	52.0	29.4	11.5	157.9	18.9	2.0	14.3	0.3	35.5
	N5	31.0	15.2	11.9	3.0	61.1	115.7	96.5	35.0	13.2	260.4
	N25	23.5	18.8	8.7	5.4	56.4	79.0	62.8	14.9	12.2	169.0
<i>Quercus robur</i>	t ₀	6.8	0.1	7.0	0.8	14.7	6.8	0.1	7.0	0.8	14.7
	N0	18.1	6.0	7.6	2.0	33.7	20.8	7.6	14.3	1.7	44.4
	N1	14.6	4.7	15.4	1.4	36.0	12.1	6.7	14.7	2.4	35.9
	N5	13.4	8.3	14.0	3.5	39.1	61.3	31.1	20.1	3.5	116.1
	N25	40.1	27.4	19.2	7.4	94.1	66.8	27.8	32.7	10.1	137.3
<i>Fagus sylvatica</i>	t ₀	4.6	0.3	3.2	1.2	9.2	4.6	0.3	3.2	1.2	9.2
	N0	8.6	3.4	6.6	3.2	21.9	6.2	2.8	3.5	3.9	16.3
	N1	17.7	13.9	10.2	11.0	52.9	32.3	10.6	22.3	10.5	75.7
	N5	105.2	29.4	35.7	27.8	198.1	28.1	10.2	5.2	8.1	51.5
	N25	45.1	25.0	12.9	9.2	92.2	182.1	86.0	29.2	25.8	323.1

Tabelle 5.6: Trockengewicht des Erntegutes: Fortsetzung

CO ₂ -Konzentration		aktuell					erhöht				
Art	Dg.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
<i>Alnus glutinosa</i>	t ₀	1.3	0.2	0.6	0.3	2.4	1.3	0.2	0.6	0.3	2.4
	N0	2.4	2.6	2.5	1.6	9.1	2.5	2.6	0.9	1.7	7.7
	N1	29.1	27.5	8.7	10.2	75.6	20.8	22.6	7.6	4.4	55.4
	N5	21.9	21.6	3.9	4.2	51.7	48.4	41.8	9.4	6.6	106.3
	N25	41.5	46.3	7.7	6.0	101.5	58.4	47.0	7.9	7.1	120.3
<i>Pinus sylvestris</i>	t ₀	2.8	5.4	2.1	2.8	13.1	2.8	5.4	2.1	2.8	13.1
	N0	6.4	14.8	2.7	5.8	29.8	4.3	8.4	3.3	6.1	22.2
	N1	9.5	28.4	6.2	11.1	55.2	11.0	22.8	3.8	5.3	42.9
	N5	14.2	37.2	4.0	8.9	64.2	16.5	55.2	6.6	11.9	90.2
	N25	17.0	37.5	7.7	7.6	69.8	21.2	50.2	10.4	9.0	90.8
<i>Picea abies</i>	t ₀	9.0	7.1	2.8	2.7	21.5	9.0	7.1	2.8	2.7	21.5
	N0	14.2	15.8	5.3	6.7	42.0	16.4	24.5	5.3	8.0	54.3
	N1	22.0	18.1	6.5	11.6	58.2	29.0	20.6	9.9	14.9	74.5
	N5	60.3	45.2	18.2	19.1	142.8	136.5	83.4	30.7	20.6	271.2
	N25	53.8	41.2	14.2	14.3	123.5	107.2	85.9	25.4	13.6	232.0
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	t ₀	4.6	5.3	2.2	1.3	13.5	4.6	5.3	2.2	1.3	13.5
	N0	13.6	26.4	6.5	7.3	53.8	9.2	13.6	4.2	4.9	31.9
	N1	15.1	12.2	5.4	13.1	45.8	11.4	18.9	3.8	5.6	39.6
	N5	9.6	9.0	2.2	8.1	28.9	18.8	33.1	2.3	6.6	60.7
	N25	9.9	9.4	2.5	10.6	32.3	17.1	28.2	4.1	7.0	56.5
<i>Chenopodium album</i>	t ₀	0.1	0.1	—	0.9	1.1	0.1	0.1	—	0.9	1.1
	N0	0.1	0.1	—	0.4	0.7	0.1	0.2	—	1.1	1.5
	N0	0.2	0.1	—	1.3	1.6	0.1	0.2	—	1.6	1.8
	N1	0.3	0.4	—	2.5	3.2	1.3	0.8	—	3.2	5.2
	N1	0.6	0.9	—	2.2	3.7	1.0	1.0	—	4.5	6.5
	N5	2.9	3.1	—	7.2	13.1	5.0	5.1	—	8.4	18.4
	N5	2.9	3.3	—	5.0	11.2	6.2	4.3	—	11.0	21.5
	N25	12.7	13.6	—	16.9	43.1	12.8	13.0	—	15.1	40.9
	N25	14.8	11.7	—	11.2	37.7	18.6	16.5	—	22.9	58.0

5.1.2 Trockengewicht

In Tabelle 5.5 ist das Trockengewicht des Erntegutes aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage (*Chenopodium album*) für die einzelnen Arten angegeben.

Die Mittelwerte der Trockengewichte aus den verschiedenen Arten sind in Abbildung 5.3 gegen die Stickstoffkonzentration der Nährlösungen und die Stickstoffkonzentration der Pflanzen aufgetragen. In Tabelle 5.7 sind die Mittelwerte mit den Ergebnissen der Statistik zusammengestellt. Aus dem Experiment im Phytotron wurden folgende Arten für die Mittelwertbildung berücksichtigt: *Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Eucalyptus pauciflora*, *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und *Pseudotsuga menziesii*. *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex* wurden nicht berücksichtigt.

Vergleich der Nährstoffvarianten: Eine höhere Düngestufe hatte sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment in beiden CO₂-Konzentrationen für alle Organe und die ge-

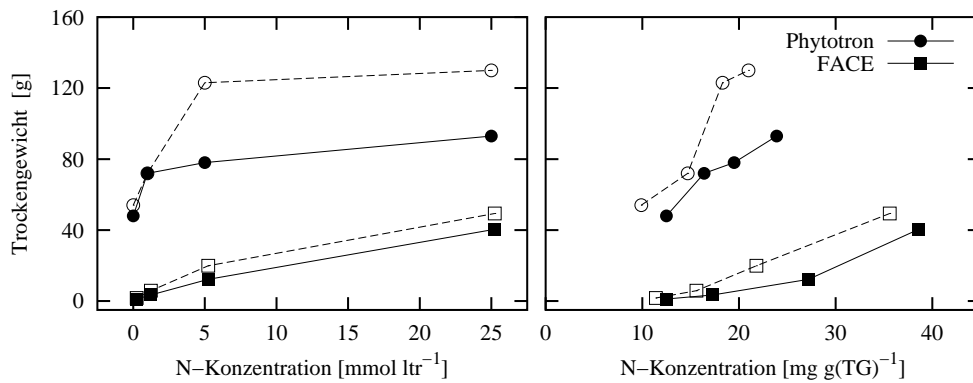


Abbildung 5.3: Mittelwerte des Trockengewichtes der ausgewerteten Pflanzen zum Ende der Expositionsperioden in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration in der Nährlösung (linke Graphik) und in Zusammenhang mit der Stickstoffkonzentration der Pflanzen (rechte Graphik). Die Ergebnisse von *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex* gingen nicht in die Mittelwertbildung ein. Dunkle Symbole: aktuelle CO₂-Konzentration; helle Symbole: erhöhte CO₂-Konzentration. Mit zunehmender Stickstoffkonzentration in der Nährlösung stieg das Trockengewicht. Eine erhöhte CO₂-Konzentration hatte ein höheres Trockengewicht zur Folge. Die Pflanzen aus erhöhter CO₂-Konzentration waren bei gleicher Stickstoffkonzentration im Gewebe deutlich größer als die Vergleichspflanzen.

samt den Pflanzen einen deutlich wachstumsfördernden Effekt (Abbildung 5.3 und Tabelle 5.7), wobei dieser Effekt bei den oberirdischen Organen Blatt und Sproß stärker ausgeprägt war als bei den unterirdischen Organen Wurzel und Feinwurzel (Tabelle 5.7: r_N).

Vergleich der CO₂-Varianten: Im Mittel aller Arten erreichten die unter erhöhter CO₂-Konzentration gewachsenen Pflanzen zum Zeitpunkt der Ernte ein signifikant höheres Trockengewicht als die Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration (Tabelle 5.7: Phytotron +23%; FACE +50%). Im Phytotron hatte die erhöhte CO₂-Konzentration den stärksten Einfluß auf das Trockengewicht von Sproß und Blättern (+25% und +29%), während im FACE-Experiment das Trockengewicht der Feinwurzeln am stärksten gefördert wurde (+25%).

Einfluß von CO₂, Vergleich der Nährstoffvarianten: Im Phytotron-Experiment erreichten die Düngervarianten N5 (+63%) und N25 (+36%) unter erhöhtem CO₂ signifikant höhere Trockengewichte als die korrespondierenden Varianten unter aktueller CO₂-Konzentration. Das Trockengewicht der Düngervarianten N0 (+4%) und N1 (−2%) wurde kaum durch die höhere CO₂-Konzentration beeinflusst (Tabelle 5.7).

In der geringsten Düngestufe wurde das Trockengewicht der Feinwurzel (+12%) am stärksten durch erhöhtes CO₂ beeinflusst, während in den beiden hohen Düngestufen Sproß (+58% bzw. +47%) und Blatt (+86% bzw. +37%) am deutlichsten reagierten. Das Trockengewicht der Feinwurzeln war in Variante N25 unter erhöhtem CO₂ geringer als unter normalem CO₂ (−5%).

Im FACE-Experiment war der Unterschied zwischen den CO₂-Varianten bei den mittleren Nährstoffvarianten N1 und N5 am deutlichsten (+72% bzw. +64% unter erhöhtem CO₂), bei N0 und N25 weniger deutlich (+46% bzw. +22%).

Einfluß von CO₂ bei korrigierter Stickstoffkonzentration: Bei einem Vergleich der CO₂-Varianten nach Korrektur der induzierten Änderung der Stickstoffkonzentration (r_{kor})

Tabelle 5.7: Mittelwerte des Trockengewichtes des Erntegutes (g) aus den Experimenten im Phytotron (obere Hälfte der Tabelle, ohne *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex*) und auf der FACE-Anlage (untere Hälfte der Tabelle) aus aktueller und erhöhter (1000 bzw. 510 ppmV) CO₂-Konzentration. Daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (Γ_{CO_2}) und die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren für die gesamten Pflanzen nach Korrektur der durch erhöhtes CO₂ induzierten Unterschiede der Stickstoffkonzentration (Γ_{nkorrr}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, Sp. Sproß, Bl. Blatt, W. Wurzel, FW. Feinwurzel, Ges. gesamte Pflanze, t_0 Ernte zu Beginn des Experimentes, N0 bis N25 Düngestufen, Γ_N Stickstoff-Response-Faktor, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz (p<0.05).

Phytotron																
CO ₂	aktuell						erhöht						Γ_{CO_2}			Γ_{nkorrr}
	k	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
t_0	30	5.9	8.6	3.3	2.5	20.4	5.9	8.6	3.3	2.5	20.4					
N0	10	13.6	24.3	4.7	5.2	48.0	16.1	27.2	5.1	6.1	54.6	1.06	1.01	0.88	1.12	1.04
N1	10	23.1	33.3	6.3	8.8	71.6	23.7	34.8	6.5	6.8	71.9	0.97	1.09	1.05	0.77	0.98
N5	10	30.8	33.9	6.4	7.0	78.2	47.5	56.6	9.3	9.0	122.6	*1.58	*1.86	1.37	*1.30	*1.63
N25	10	32.1	44.1	7.6	9.0	92.9	52.4	58.7	10.7	8.5	130.4	*1.47	*1.37	*1.25	0.95	*1.36
Γ_N	10	*2.43	*2.14	1.42	*1.89	*2.09	*3.43	*2.89	*2.03	*1.59	*2.73					
\mathcal{M}	40											*1.25	*1.29	1.12	1.02	*1.23

FACE																
CO ₂	aktuell						erhöht						Γ_{CO_2}			Γ_{nkorrr}
	k	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
t_0	3	0.10	0.12	—	0.85	1.07	0.1	0.12	—	0.85	1.07					
N0	2	0.13	0.14	—	0.87	1.14	0.10	0.22	—	1.34	1.66	0.77	1.57	—	1.54	1.46
N1	2	0.41	0.65	—	2.34	3.40	1.14	0.88	—	3.83	5.85	2.78	1.35	—	1.64	1.72
N5	2	2.89	3.18	—	6.10	12.17	5.52	4.74	—	9.68	19.94	1.91	1.49	—	1.59	1.64
N25	2	13.71	12.65	—	14.04	40.40	15.72	14.70	—	18.96	49.38	1.15	1.16	—	1.35	1.22
Γ_N	2	105.5	90.4	—	16.1	35.4	157.2	66.8	—	14.2	29.8					
\mathcal{M}	8											1.47	*1.39	—	*1.52	*1.50

erreichten die die Pflanzen, die unter erhöhtem CO₂ gewachsen waren im Phytotron-Experiment 42%, im FACE-Experiment 71% höheres Trockengewicht als die Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration (Abbildung 5.3 und Tabelle 5.7).

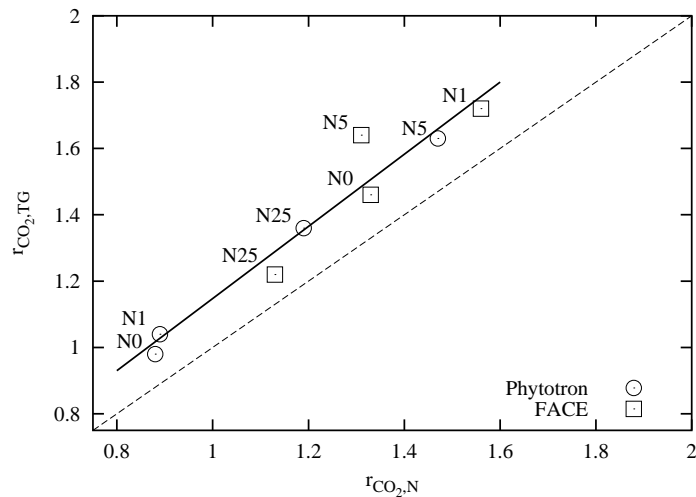


Abbildung 5.4: CO_2 Response-Faktoren für das Trockengewicht ($r_{CO_2,TG}$) in Abhängigkeit von den CO_2 Response-Faktoren für die Stickstoffmenge ($r_{CO_2,N}$). Die Pflanzen aus erhöhter CO_2 -Konzentration, die gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration die Stickstoffmenge am deutlichsten steigern konnten, wiesen unter erhöhter CO_2 -Konzentration auch die deutlichste Steigerung des Trockengewichtes auf. Die Steigerung des Trockengewichtes war dabei deutlicher ausgeprägt als der CO_2 -Einfluß auf die Stickstoffmenge, da die Pflanzen unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen eine geringere Stickstoffkonzentration im Gewebe aufwiesen als die Pflanzen unter aktueller CO_2 -Konzentration.

Vergleich des Einflusses von CO_2 auf Stickstoffmenge und Trockengewicht

Die Steigerung des Trockengewichtes der Pflanzen durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen ($r_{CO_2,TG}$) korrelierte linear mit der Steigerung der Stickstoffmenge der Pflanzen ($r_{CO_2,N}$):

$$r_{CO_2,TG} = 0.043 + 1.09 * r_{CO_2,N}$$

Die Proportionalität war durch die unter erhöhter CO_2 -Konzentration induzierte Veränderung der Stickstoffkonzentration parallel verschoben.

Das bedeutet, daß die Pflanzen, die in erhöhter CO_2 -Konzentration gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration die Stickstoffmenge am deutlichsten steigern konnten auch die deutlichste Steigerung des Trockengewichtes aufwiesen. Dies waren überwiegend Pflanzen aus den mittleren Düngestufen N1 und N5.

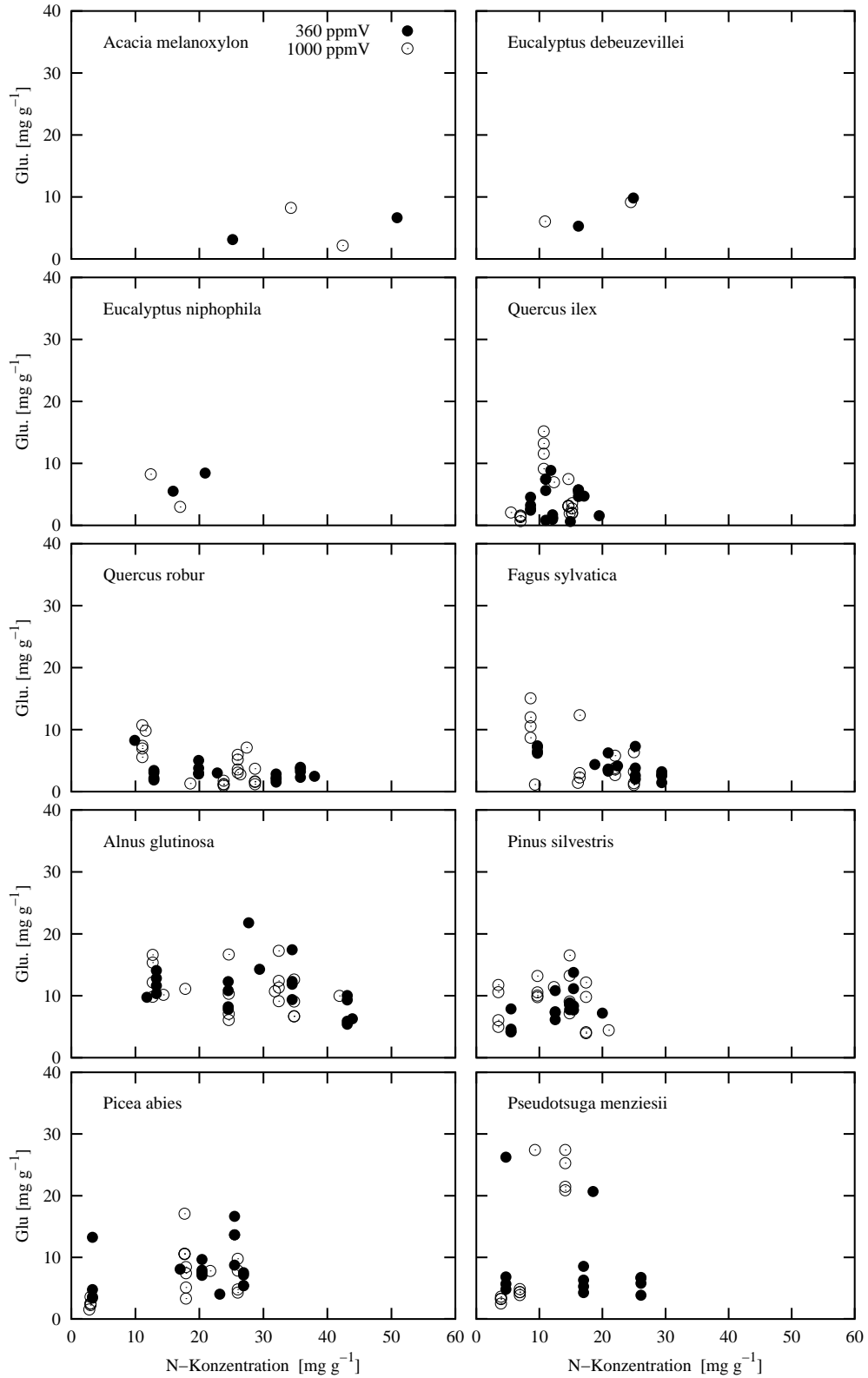


Abbildung 5.5: Konzentration an Glucose in Abhängigkeit von der der Stickstoffkonzentration: Übersicht der untersuchten Arten. Die Konzentrationen von Glucose und Stickstoff sind auf das Trockengewicht bezogen [$\text{mg} \cdot \text{g(TG)}^{-1}$].

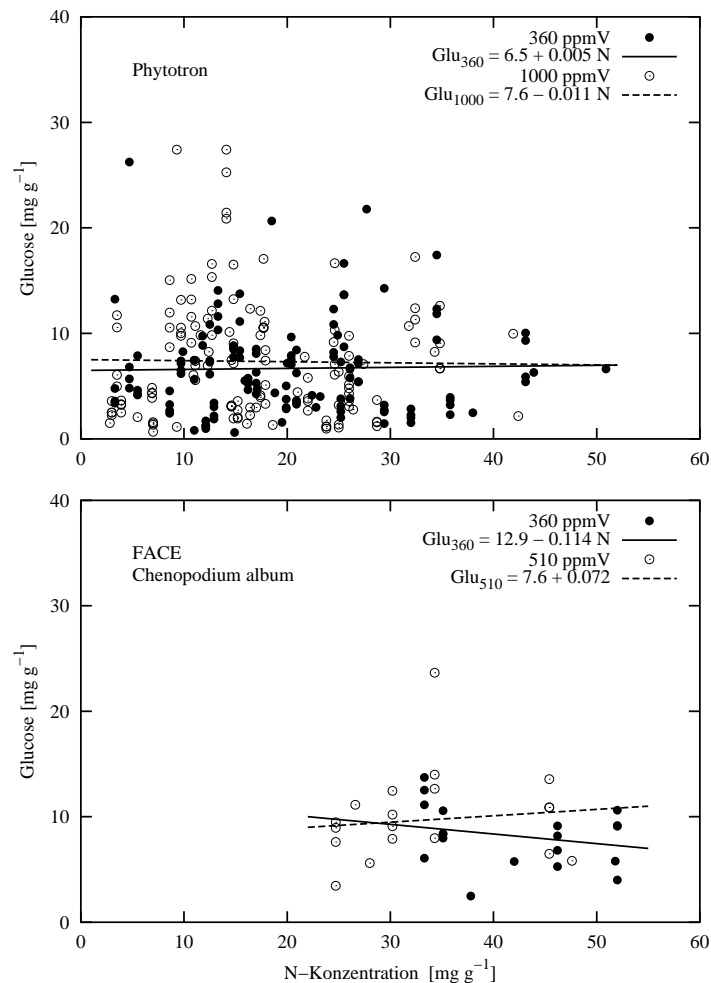


Abbildung 5.6: Konzentration an Glucose in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration: Übersicht über die Experimente im Phytotron (obere Graphik) und auf der FACE-Anlage (untere Graphik).

5.1.3 Kohlenhydratkonzentration

In diesem Kapitel werden die Konzentrationen an Glucose, Fructose, Saccharose und Stärke vorgestellt. Die Konzentrationen an Raffinose und Stachiose waren bei den untersuchten Arten im Vergleich zu den anderen Kohlenhydraten so gering, daß sie keinen Einfluß auf die Gesamtmenge der Kohlenhydrate hatten. Da keine Hinweise auf spezielle Regulatorische Wirkungen von Raffinose und Stachiose vorlagen habe ich auf die Darstellung der Ergebnisse für Raffinose und Stachiose verzichtet.

Grundlage der Auswertung waren die Proben, die in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage an vier verschiedenen Uhrzeiten im Verlauf eines Tages genommen worden waren. Die Kohlenhydratkonzentrationen in den Blättern der Respirationsmessungen werden im Zusammenhang mit den Ergebnissen zur Respiration vorgestellt.

Glucose

Sowohl die Ergebnisse aus dem Experiment im Phytotron als auch die Ergebnisse aus dem FACE-Experiment lassen keinen direkten Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und

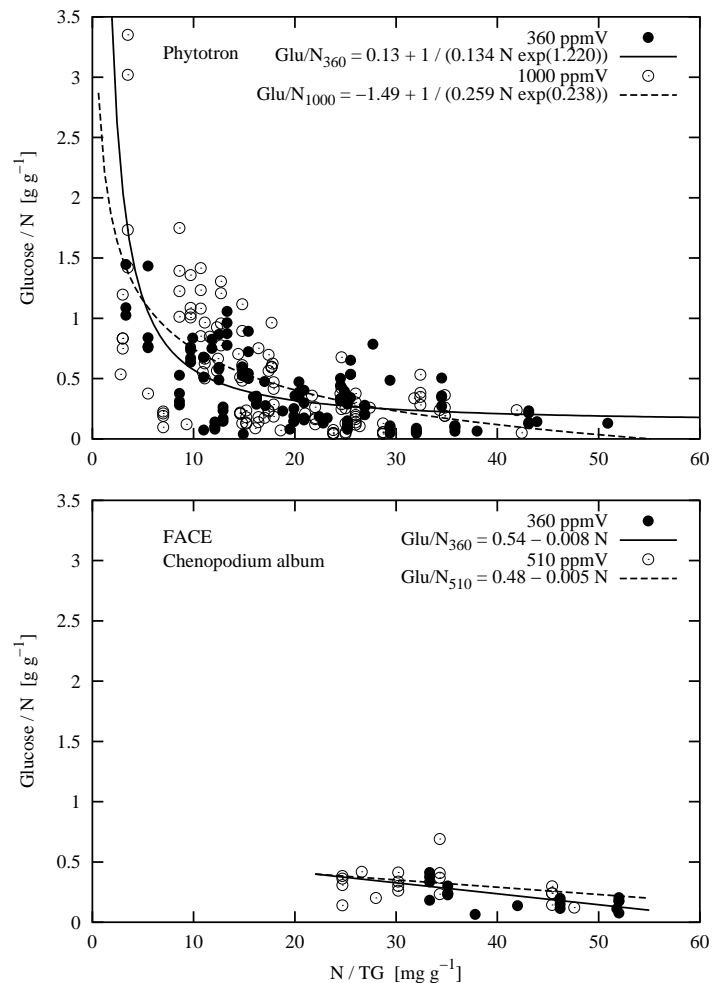


Abbildung 5.7: Das Verhältnis Glucose- zu Stickstoffgehalt bei verschiedenen Stickstoffkonzentrationen. Übersicht über die Ergebnisse aus dem Experiment im Phytotron (obere Graphik) und auf der FACE-Anlage (untere Graphik).

Glucosekonzentration in den Blättern erkennen. Dies wird in den Abbildungen 5.5 und 5.6 und auch in der statistischen Auswertung deutlich, die in Tabelle 5.8 am Ende des Kapitels auf Seite 113 zusammengefaßt ist.

Die Konzentration an Glucose schwankte sowohl innerhalb der verschiedenen Arten als auch über die Artgrenzen hinweg zwischen 2 und 30 mg g(TG)⁻¹ ohne daß ein Einfluß der Stickstoffkonzentration auf die Glucosekonzentration zu erkennen ist.

Diese Streuung ließ sich nicht durch einen Tagesgang der Glucosekonzentration erklären, da bei der Auswertung keine einheitliche Tendenz der Glucosekonzentrationen im Verlauf des Tages deutlich wurde.

Der fehlende Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Glucosekonzentration hatte aber zur Folge, daß das Verhältnis von Glucose zu Stickstoff bei abnehmender Stickstoffkonzentration anstieg. Mathematisch betrachtet z.B. mit der Dynamik einer Funktion: $f(x) = 1/x$ (Abbildung 5.7).

Eine weitere Konsequenz der Unabhängigkeit von Stickstoff- und Glucosekonzentration ist, daß das Verhältnis von Stickstoff zu Glucose proportional zum Verhältnis von Stickstoff zu

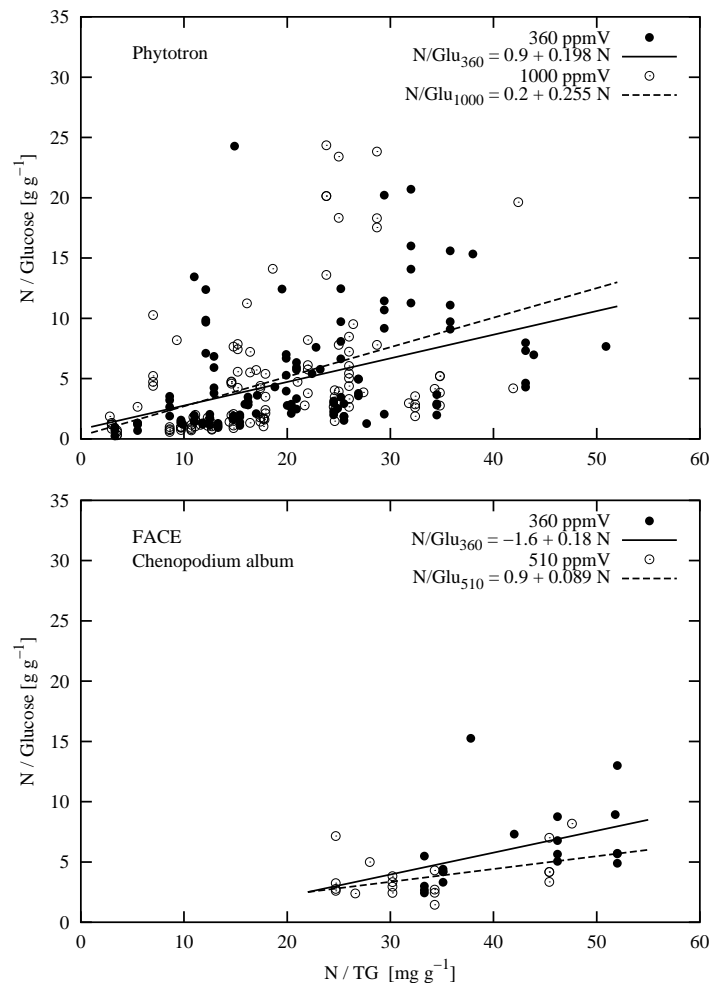


Abbildung 5.8: Das Verhältnis Stickstoff- zu Glucosegehalt bei verschiedenen Stickstoffkonzentrationen. Übersicht über die Ergebnisse aus dem Experiment im Phytotron (obere Graphik) und auf der FACE-Anlage (untere Graphik).

Trockengewicht war. Dies ist in Abbildung 5.8 dargestellt.

Einfluß von CO₂: In den Blättern aus erhöhten CO₂-Konzentrationen war die Glucosekonzentration im Mittel aller Düngevarianten gegenüber den Blättern aus aktueller CO₂-Konzentration im Phytotron um 2% und im FACE-Experiment um 27% erhöht (Tabelle 5.8; vergleiche auch Abbildung 5.6; die meisten Meßwerte liegen in den Bereichen in denen die lineare Regression die an die Ergebnisse aus erhöhter CO₂-Konzentration angepaßt wurde über der Anpassung an die Daten aus aktueller CO₂-Konzentration liegt).

Die Glucosekonzentration der Blätter aus den Düngeufen N1, N5 und N25 war sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment unter erhöhten CO₂-Konzentrationen gegenüber den Blättern aus aktueller CO₂-Konzentration erhöht (Tabelle 5.8). In Düngeufe N0 hingegen war die Glucosekonzentration in Blättern aus erhöhter CO₂-Konzentration verringert.

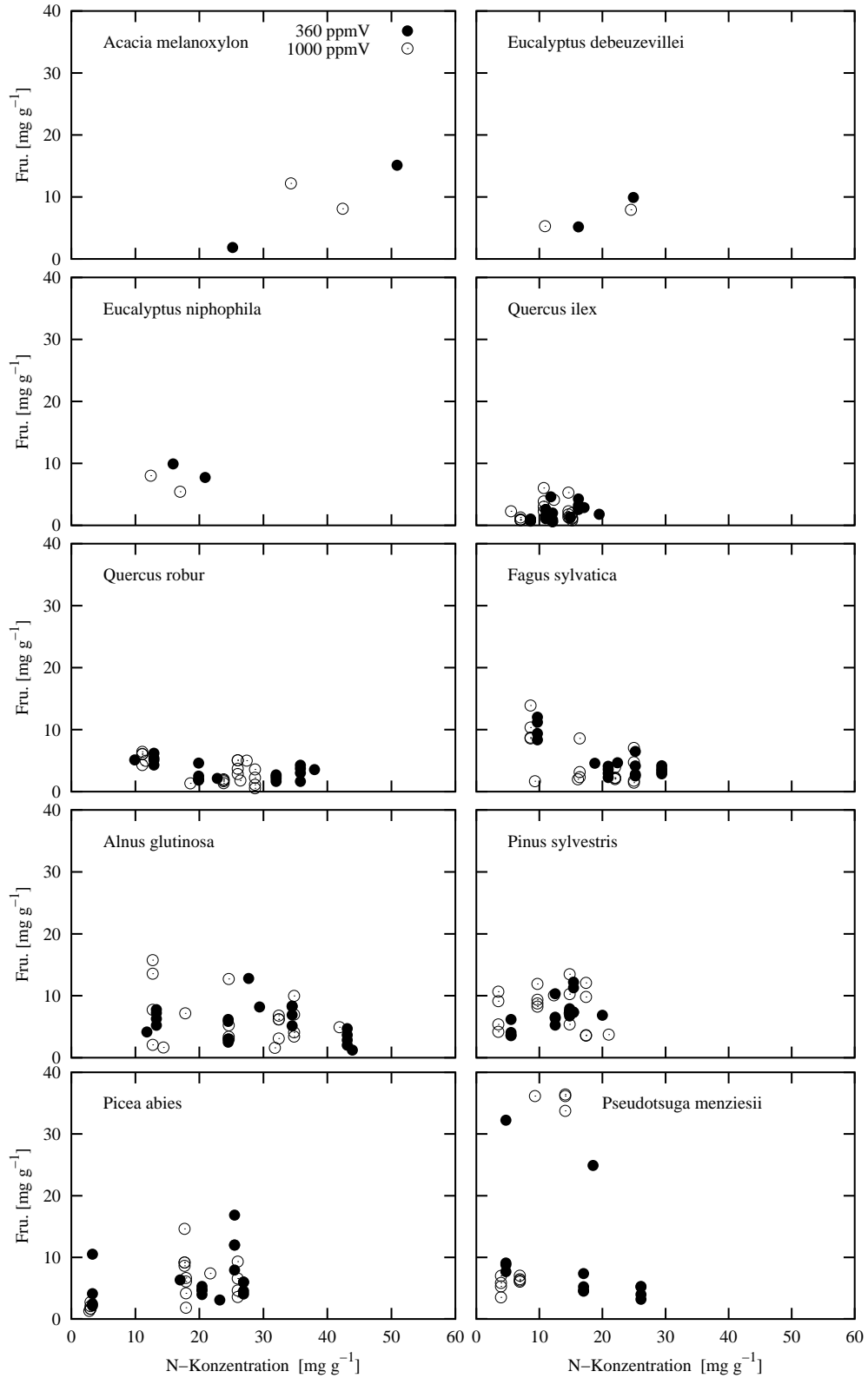


Abbildung 5.9: Konzentration an Fructose in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration: Übersicht der untersuchten Arten. Die Konzentrationen an Fructose und Stickstoff sind auf das Trockengewicht bezogen $[\text{mg} \cdot \text{g(TG)}^{-1}]$.

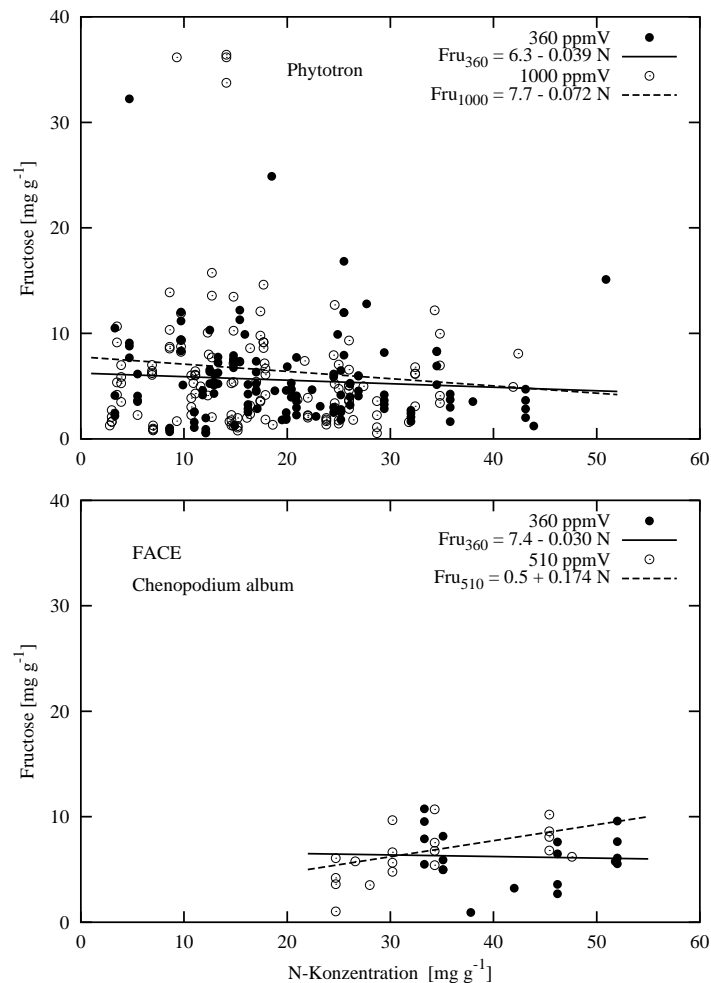


Abbildung 5.10: Konzentration an Fructose in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration: Übersicht über die Experimente im Phytotron (oberer Teil der Abbildung) und auf der FACE-Anlage (untere Hälfte).

Fructose

Analog zu den Ergebnisse von Glucose war auch für Fructose kein direkter Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Fructosekonzentration zu erkennen (Abbildung 5.9 und 5.10, sowie Tabelle 5.8). Die Fructosekonzentration wies dabei das gleiche Niveau auf wie die Glucosekonzentration (2 bis 40 mg g⁻¹).

Der fehlende direkte Zusammenhang von Stickstoff- und Fructosekonzentration hatte die gleichen Konsequenzen für das Verhältnis von Fructose zu Stickstoff wie für Glucose zu Stickstoff (Ergebnisse nicht extra dargestellt).

Unter erhöhten CO₂-Konzentrationen war die Fructosekonzentration im Mittel aller Düngestufen erhöht (wie die Glucosekonzentration), in den Blättern aus dem Phytotron um 7%, in den Blättern aus dem FACE-Experiment um 3% (Tabelle 5.8).

Dieser Effekt trat sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment in den Blättern aus Düngestufe N1, N5 (nur FACE) und N25 auf. In Düngestufe N0 und N5 (Phytotron) war die Fructosekonzentration in Blättern aus erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber den Blättern der Variante mit aktueller CO₂-Konzentration verringert (Tabelle 5.8).

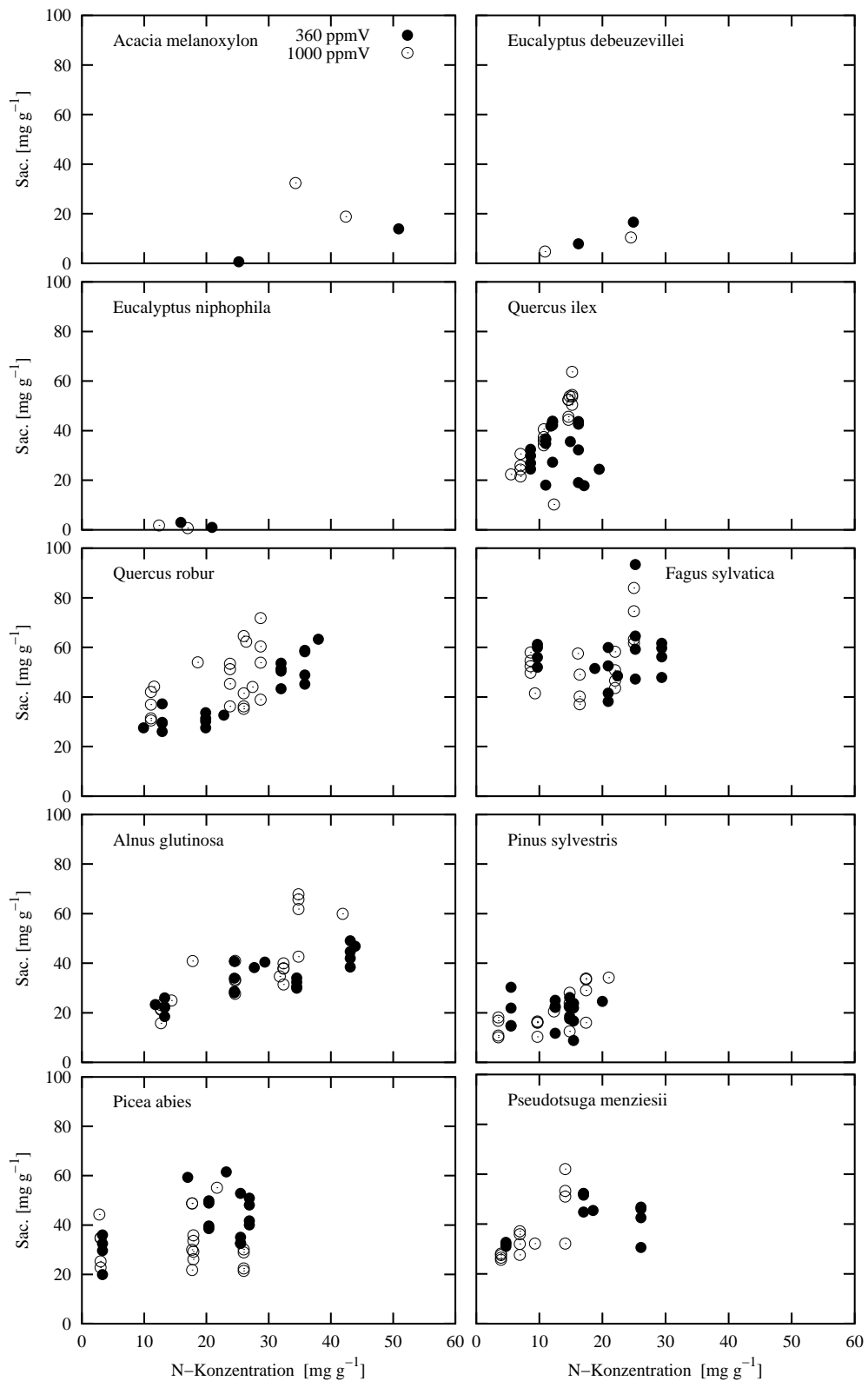


Abbildung 5.11: Konzentration an Saccharose in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration: Übersicht der untersuchten Arten. Die Konzentrationen an Saccharose und Stickstoff sind auf das Trockengewicht bezogen $[\text{mg} \cdot \text{g(TG)}^{-1}]$.

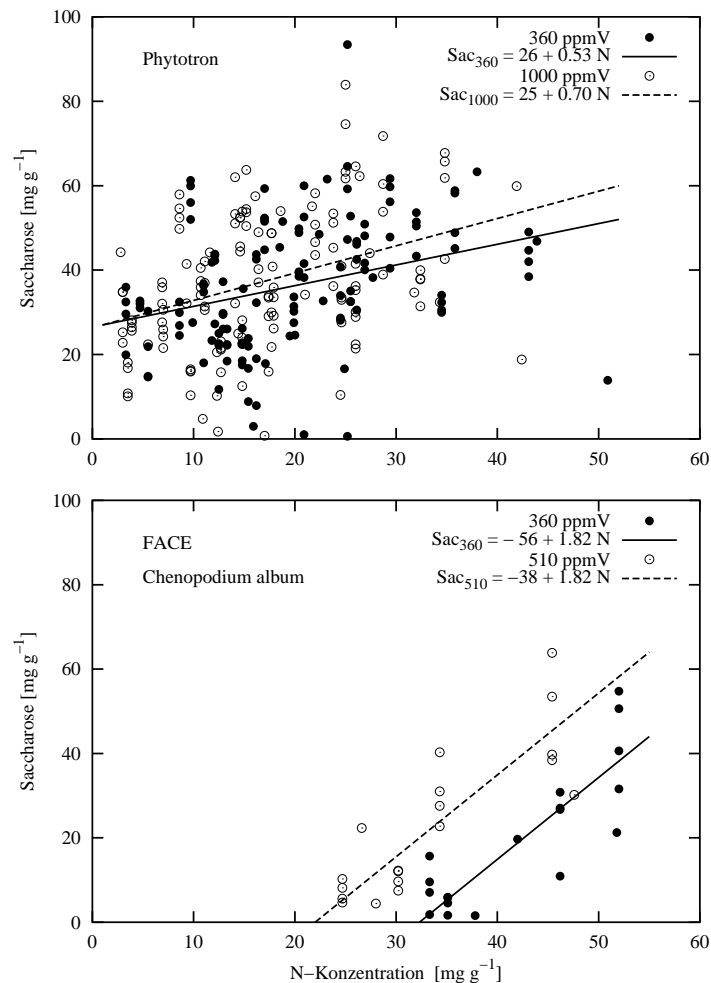


Abbildung 5.12: Konzentration an Saccharose in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration: Übersicht über die Experimente im Phytotron (oberer Graphik) und auf der FACE-Anlage (untere Graphik).

Saccharose

Die Konzentration an Saccharose stieg mit steigender Stickstoffkonzentration. Das Verhältnis von Saccharose zu Stickstoff blieb daher weitgehend konstant. Dieses Muster zeigte sich sowohl bei den einzelnen Arten (Abbildung 5.11 und 5.12 untere Hälfte) als auch für das mittlere Verhalten der Pflanzen im Phytotron (Abbildung 5.12 obere Hälfte und Tabelle 5.8). Die Steigerung der Konzentration an Saccharose mit steigender Stickstoffkonzentration war jedoch bei den einzelnen Arten deutlicher ausgeprägt als bei der Mittelung aller Ergebnisse aus dem Phytotron. Die maximalen Werte betrugen um $100 \text{ mg g(TG)}^{-1}$.

Im Phytotron hatten die Blätter der Düngestufe N0 unter erhöhter CO_2 -Konzentration eine geringere Saccharosekonzentration als die Blätter aus aktueller CO_2 -Konzentration (Tabelle 5.8), mit steigender Stickstoffkonzentration der Blätter hatte die erhöhte CO_2 -Konzentration zunehmend steigernden Einfluß auf die Konzentration an Saccharose gegenüber Blättern aus aktueller CO_2 -Konzentration (Abbildung 5.12, Tabelle 5.8). In den Blättern aus dem FACE-Experiment hingegen war die Saccharosekonzentration unter erhöhter CO_2 -Konzentration gegenüber den Blättern aus aktueller CO_2 -Konzentration in allen Düngestufen deutlich erhöht.

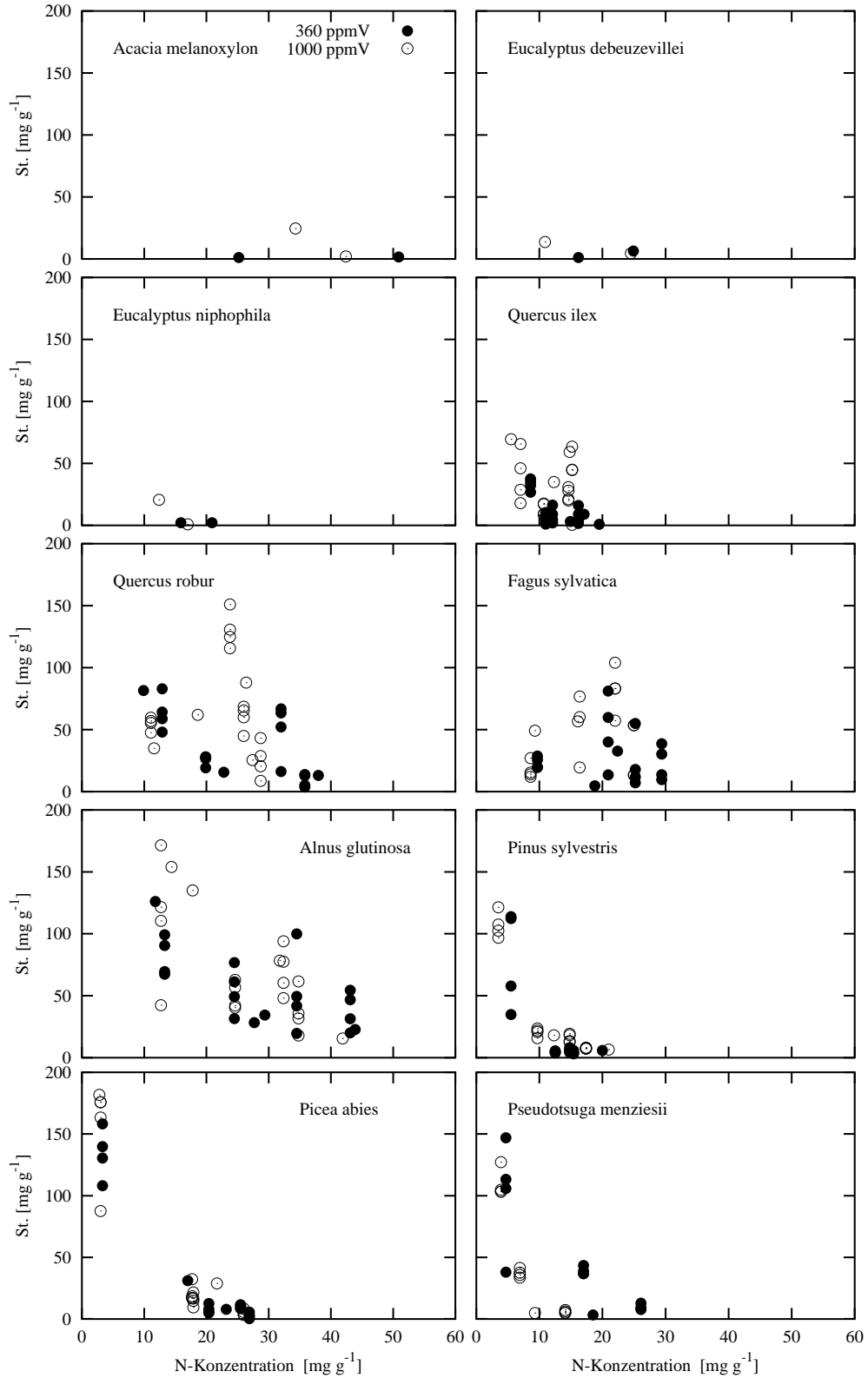


Abbildung 5.13: Konzentration an Stärke in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration: Übersicht der untersuchten Arten. Die Konzentrationen an Stärke und Stickstoff sind auf das Trockengewicht bezogen [$\text{mg} \cdot \text{g(TG)}^{-1}$].

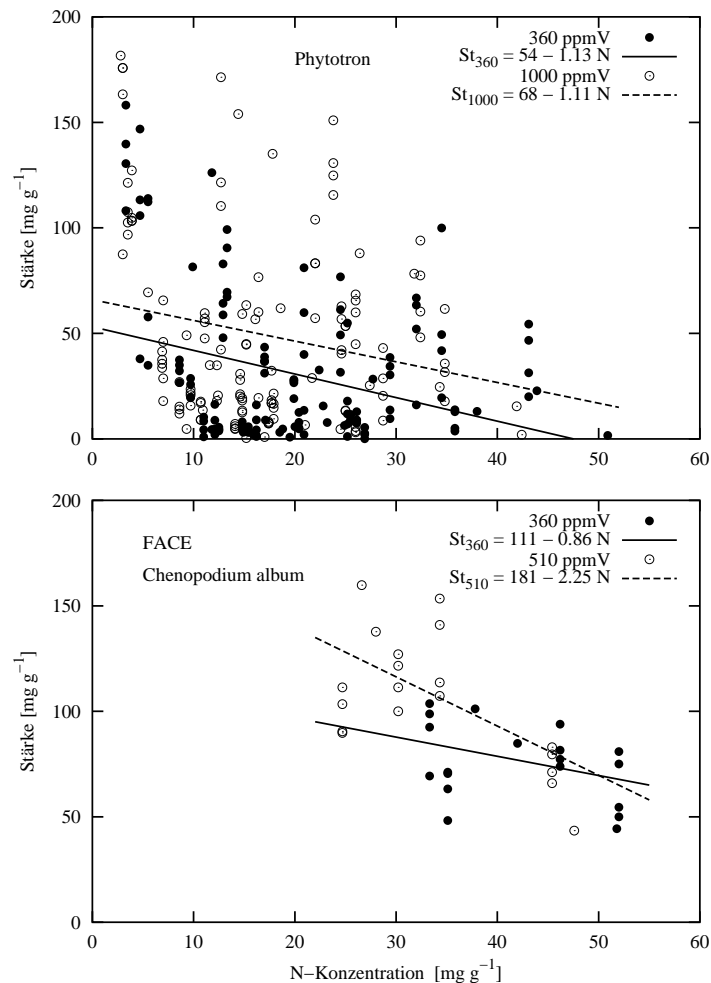


Abbildung 5.14: Konzentration an Stärke in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration: Übersicht über die Experimente im Phytotron (oberer Teil der Abbildung) und auf der FACE-Anlage (untere Hälfte).

Stärke

Die Konzentration des Reserve-Kohlenhydrates Stärke nahm in den untersuchten Blättern mit steigender Stickstoffkonzentration ab. Dies galt sowohl für die einzelnen Arten (Abbildung 5.13 und 5.14 in der unteren Graphik) als auch in der Übersicht aller Messungen an Pflanzen aus dem Phytotron (Abbildung 5.14 und Tabelle 5.8). Wie bei Saccharose war dieser Effekt innerhalb der einzelnen Arten stärker ausgeprägt als über die Artengrenzen hinweg. Die maximalen Werte lagen bei $200 \text{ mg g(TG)}^{-1}$.

Die erhöhten CO_2 -Konzentrationen hatten im Vergleich zur aktuellen CO_2 -Konzentration im Mittel aller Blätter eine deutliche Steigerung der Stärkekonzentration zur Folge. Sowohl bei den unkorrigierten Ergebnissen als auch bei den um die verschiedenen Stickstoffkonzentrationen korrigierten Ergebnissen war diese Steigerung signifikant. Der Effekt war bei den mittleren Düngestufen N1 und N5 am deutlichsten ausgeprägt (Abbildung 5.14 und Tabelle 5.8).

Die erhöhte CO_2 -Konzentration hatte zum einen in Zusammenhang mit der Verringerung der Stickstoffkonzentration in den Blättern einen tendenziell steigenden Einfluß auf die Stärkekonzentration, zum anderen war die Konzentration an Stärke auch nach der Korrektur

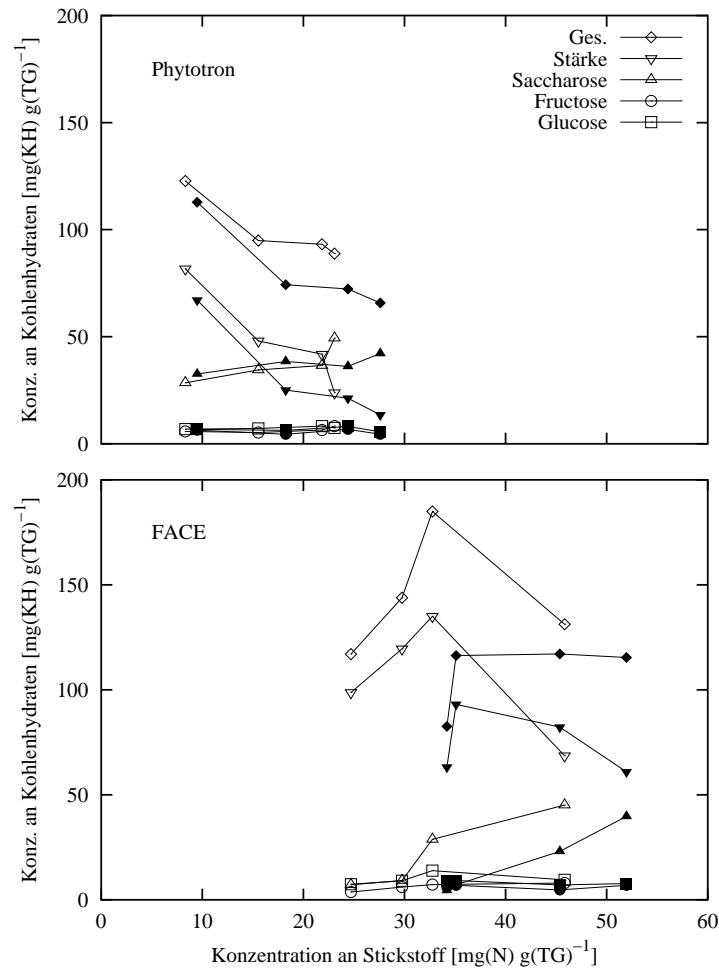


Abbildung 5.15: Mittelwerte der Konzentration an Kohlenhydraten in Abhängigkeit von den mittleren Stickstoffkonzentrationen in Blättern aus den Experimenten im Phytotron (obere Graphik) und auf der FACE-Anlage (untere Graphik). Dunkle Symbole: aktuelle CO₂-Konzentration; helle Symbole erhöhte CO₂-Konzentration.

der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen erhöht.

Übersicht über die Konzentration an Kohlenhydraten

In Abbildung 5.15 und Tabelle 5.8 sind die mittleren Konzentrationen an Glucose, Fructose, Saccharose und Stärke einander gegenübergestellt.

Die Konzentrationen an Glucose und an Fructose waren unabhängig von der Stickstoffkonzentration in den Blättern (Abbildung 5.15). Die Konzentrationen lagen sowohl für die Experimente im Phytotron als auch für das Experiment auf der FACE-Anlage zwischen 2 mg g⁻¹ und 30 mg g⁻¹, so daß sie im Mittel um 7 mg g⁻¹ betrugen. Im Phytotron waren die Konzentrationen unter erhöhtem CO₂ um 2% bzw. 7% gegenüber den Varianten aus aktueller CO₂-Konzentration erhöht, im FACE-Experiment um 27% bzw. 3% (Tabelle 5.8).

Die Konzentration an Saccharose nahm sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment mit steigender Stickstoffkonzentration zu und erreichte in den Einzelmessungen ca. 100 mg g⁻¹, im Mittel ca. 50 mg g⁻¹ (Abbildung 5.15). Unter erhöhter CO₂-Konzentration

Tabelle 5.8: Mittelwerte der Kohlenhydratkonzentration in Blättern aus dem Phytotron und dem Experiment auf der FACE-Anlage aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration (1000 ppmV bzw. 510 ppmV). Daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (r_{CO_2}) und der CO₂ Response-Faktoren bei Bezug auf Blätter mit Standard Stickstoffkonzentration von 30 mg g⁻¹ ($r_{CO_2, nkor}$). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, Glu. Glucose, Fru. Fructose, Sac. Saccharose, St. Stärke, Ges. Summe der Kohlenhydratkonzentrationen, N0 bis N25 die Düngestufen, r_N Stickstoff Response-Faktor, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz (p<0.05).

Phytotron																			
360 ppmV						1000 ppmV						r_{CO_2}				$r_{CO_2, nkorrr}$			
	k	Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.	Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.	Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.	Sac.	St.	Ges.
N0	31	6.7	6.4	32.6	67.1	112.8	6.8	5.8	28.4	81.7	122.7	0.88	0.93	*0.82	*1.27	1.08	*0.83	1.24	1.00
N1	30	6.2	4.4	38.5	25.1	74.2	7.1	5.3	34.5	48.1	94.9	1.13	*1.28	0.90	*2.10	*1.26	0.94	*1.96	*1.17
N5	28	8.1	6.8	36.2	21.3	72.3	8.2	6.5	36.6	41.9	93.1	1.02	0.85	1.00	*2.62	*1.40	1.03	*2.38	*1.28
N25	34	5.6	4.4	42.2	13.5	65.8	7.4	8.2	49.4	23.8	88.8	1.08	1.25	*1.22	*1.92	*1.35	*1.29	*1.53	*1.26
Γ_N	31	0.84	0.77	1.16	*0.14	*0.52	1.13	1.13	*1.73	*0.21	*0.65								
\mathcal{M}	123											1.02	1.07	0.98	*1.92	*1.27	1.02	*1.70	*1.17
FACE																			
360 ppmV						510 ppmV						r_{CO_2}				$r_{CO_2, nkorrr}$			
	k	Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.	Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.	Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.	Sac.	St.	Ges.
N0	4	8.8	6.0	4.5	63.2	82.6	7.4	3.7	7.2	98.7	117.0	0.79	0.48	1.95	*1.40	*1.30	*8.34	*1.14	*1.27
N1	5	9.2	6.9	7.1	93.1	116.3	9.0	6.0	9.2	119.5	143.8	1.21	1.11	2.53	*1.31	*1.29	*3.89	*1.20	*1.21
N5	5	7.0	4.7	23.0	82.3	117.1	13.9	7.2	28.8	135.0	184.9	*2.01	*1.54	*1.66	*1.63	*1.64	*3.71	*1.22	*1.38
N25	5	7.7	6.9	39.8	60.9	115.3	9.5	7.9	45.1	68.6	131.2	*1.24	*1.16	*1.23	1.16	*1.18	*1.54	0.95	1.04
Γ_N	4	0.88	1.13	*11.39	0.94	*1.43	1.45	2.76	*6.92	0.81	*1.32								
\mathcal{M}	19											*1.27	1.03	*1.77	*1.36	*1.35	*3.53	*1.12	*1.22

war sie im Phytotron in etwa unverändert gegenüber den Blättern aus aktueller CO₂-Konzentration, im FACE-Experiment um 77% bzw. nach Korrektur der Stickstoffkonzentrationen sogar um 253% erhöht (Tabelle 5.8).

Die Konzentration an Stärke nahm insgesamt mit steigender Stickstoffkonzentration ab, auch wenn sie im FACE-Experiment in den mittleren Düngestufen N1 und N5 am höchsten war. Das Niveau der Stärkekonzentration lag in den Einzelmessungen zwischen 0 und 200 mg g⁻¹, so daß sie im Phytotron im Mittel zwischen 20 und 80 mg g⁻¹ lag, im FACE-Experiment zwischen 80 und 130 mg g⁻¹ (Abbildung 5.15). Unter erhöhter CO₂-Konzentration waren die Stärkekonzentrationen sowohl im Phytotron (92% bzw. nach Stickstoffkorrektur um 70%) als auch im FACE-Experiment (36% bzw. nach Stickstoffkorrektur um 12%) signifikant erhöht (Tabelle 5.8).

Insgesamt war die Summe der Kohlenhydrate durch Saccharose und Stärke geprägt. Unter erhöhten CO₂-Konzentrationen war die Summe sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment signifikant erhöht (27% bzw. 35%), auch nach Korrektur der unter erhöhtem CO₂ verringerten Stickstoffkonzentration (17% bzw. 22%) (Tabelle 5.8).

Tabelle 5.9: Stickstoffkonzentration im Erntegut (Angabe in mg(N) g(TG)^{-1}) aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage aus aktueller und erhöhter (1000 bzw. 510 ppmV) CO_2 -Konzentration. Sp. Sproß, Bl. Blatt, W. Wurzel, FW. Feinwurzel, Ges. gesamte Pflanze; t_0 Ernte zu Beginn des Experimentes; N0 bis N25 Düngestufen.

CO ₂ -Konzentration		aktuell					erhöht				
Art		Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
<i>Acacia dealbata</i>	t_0	20.9	44.5	20.7	40.0	33.2	20.9	44.5	20.7	40.0	33.2
	N0	11.5	46.9	14.6	26.2	32.9	11.3	31.4	12.2	21.1	23.3
	N1	12.4	46.4	12.1	24.6	31.9	9.9	40.9	9.9	21.7	25.8
	N5	12.0	50.6	18.6	31.4	26.7	12.7	52.5	16.4	30.6	37.3
	N25	16.3	52.4	21.7	23.8	35.8	14.7	52.5	24.4	27.6	35.8
<i>Acacia melanoxylon</i>	t_0	22.5	42.9	20.7	46.1	32.0	22.5	42.9	20.7	46.1	32.0
	N0	16.3	41.6	9.7	29.5	30.1	9.9	35.4	9.1	29.5	22.0
	N1	15.0	47.8	15.1	39.3	33.3	18.4	40.0	16.9	35.0	29.9
	N5	22.5	49.6	23.6	38.2	35.5	17.1	43.6	20.9	40.0	30.4
	N25	20.3	50.2	21.4	41.6	35.2	18.8	42.9	23.1	41.3	30.0
<i>Eucalyptus debeuzevillei</i>	t_0	10.1	21.7	14.0	23.2	18.5	10.1	21.7	14.0	23.2	18.5
	N0	4.3	13.8	5.3	10.9	10.5	4.8	9.5	4.5	8.0	8.0
	N1	6.2	16.7	3.3	13.4	12.6	7.1	14.0	6.8	12.8	11.8
	N5	8.2	21.8	12.3	16.7	16.9	9.2	20.7	8.1	13.4	16.3
	N25	10.5	23.3	13.0	21.7	19.3	11.6	24.3	15.0	16.8	19.6
<i>Eucalyptus niphophila</i>	t_0	8.4	18.7	9.6	15.5	15.0	8.4	18.7	9.6	15.5	15.0
	N0	4.7	14.0	10.4	15.2	11.5	4.6	10.4	5.5	10.9	8.8
	N1	6.1	14.8	10.2	13.4	11.7	6.1	13.8	7.6	10.2	11.6
	N5	7.7	21.0	10.0	19.6	16.7	7.6	18.1	8.7	16.0	14.6
	N25	10.6	21.6	15.0	16.5	18.0	10.0	21.6	14.6	18.3	17.5
<i>Eucalyptus pauciflora</i>	t_0	9.3	23.2	12.8	21.9	18.0	9.3	23.2	12.8	21.9	18.0
	N0	3.7	10.0	4.5	12.0	8.2	3.5	6.4	8.4	11.7	6.1
	N1	6.6	17.7	6.8	16.7	14.2	5.9	13.0	5.9	12.6	10.3
	N5	7.8	21.4	10.4	15.8	16.3	9.2	17.8	15.7	14.1	14.9
	N25	10.0	25.0	19.6	16.6	20.0	11.3	22.8	16.3	18.6	18.9
<i>Quercus ilex</i> 1	t_0	4.1	11.0	3.9	8.2	6.0	4.1	11.0	3.9	8.2	6.0
	N0	4.0	10.3	5.2	13.5	7.0	3.5	8.6	5.6	13.2	6.2
	N1	6.9	12.5	6.7	13.9	9.3	4.4	9.5	5.4	11.1	6.8
	N5	7.5	15.2	6.9	11.6	10.5	5.7	11.4	6.1	12.3	8.0
	N25	8.8	16.6	10.3	14.7	12.7	8.6	14.2	8.4	15.4	11.0
<i>Quercus ilex</i> 2	t_0	4.1	11.0	3.9	8.2	6.0	4.1	11.0	3.9	8.2	6.0
	N0	2.8	8.6	3.3	9.7	4.2	2.6	7.0	2.1	4.9	3.5
	N1	4.4	12.1	5.3	9.4	7.5	4.5	10.7	4.9	13.4	5.1
	N5	7.5	11.0	6.7	14.5	8.6	9.0	15.2	7.4	13.3	11.3
	N25	11.5	16.2	14.3	29.7	15.2	9.9	14.6	9.9	20.7	12.4
<i>Quercus robur</i>	t_0	11.1	54.6	16.5	18.7	14.3	11.1	54.6	16.5	18.7	14.3
	N0	4.3	12.9	5.1	8.8	6.3	3.5	11.1	7.0	12.6	6.3
	N1	5.4	19.9	4.5	11.8	7.2	6.7	23.8	9.6	24.8	12.3
	N5	9.5	32.0	12.8	20.0	16.4	8.1	26.0	9.5	23.0	13.6
	N25	14.2	35.8	28.1	33.7	24.9	8.5	28.7	19.1	23.5	16.2
<i>Fagus sylvatica</i>	t_0	11.3	49.3	15.7	17.5	15.0	11.3	49.3	15.7	17.5	15.0
	N0	2.8	9.7	2.9	9.1	4.8	3.2	13.3	2.0	9.0	6.0
	N1	9.4	20.9	11.3	18.0	14.6	8.2	16.4	7.7	18.6	10.6
	N5	10.8	25.2	14.0	23.7	15.3	9.1	22.0	9.1	22.0	13.7
	N25	14.9	29.4	18.0	33.5	21.1	16.2	25.0	15.2	23.4	19.0

Tabelle 5.10: Stickstoffkonzentration im Erntegut (Fortsetzung)

CO ₂ -Konzentration		aktuell					erhöht				
Art		Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
<i>Alnus glutinosa</i>	t ₀	19.0	61.9	18.9	24.6	23.6	19.0	61.9	18.9	24.6	23.6
	N0	9.7	13.3	12.8	13.4	12.2	11.4	12.7	14.2	12.8	12.5
	N1	8.1	24.5	9.9	19.4	15.8	9.2	24.6	9.0	21.5	16.4
	N5	9.9	34.5	18.0	30.8	22.5	12.2	32.4	16.4	26.8	21.4
	N25	18.3	43.1	22.9	38.9	31.2	17.5	34.8	23.5	40.0	26.0
<i>Pinus sylvestris</i>	t ₀	5.6	14.2	3.8	9.5	9.7	5.6	14.2	3.8	9.5	9.7
	N0	2.5	5.5	1.9	7.9	5.0	2.0	3.5	2.3	6.8	3.9
	N1	5.7	12.5	5.6	14.8	11.0	5.6	9.7	5.1	14.6	8.9
	N5	6.2	14.8	4.1	15.0	12.3	7.8	14.8	7.9	18.6	13.5
	N25	7.9	15.4	9.9	18.9	13.3	8.2	17.4	10.9	26.3	15.4
<i>Picea abies</i>	t ₀	4.4	9.6	3.2	9.2	6.6	4.4	9.6	3.2	9.2	6.6
	N0	1.9	3.3	2.2	8.2	3.5	2.2	3.0	1.9	8.0	3.4
	N1	8.5	20.4	6.4	18.9	14.0	8.3	17.9	4.6	17.3	12.3
	N5	12.2	25.5	9.5	27.0	18.0	6.8	17.7	7.7	22.7	11.5
	N25	14.6	26.9	12.0	38.0	21.1	12.3	26.0	11.0	33.0	18.4
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	t ₀	10.6	24.4	11.4	24.1	17.5	10.6	24.4	11.4	24.1	17.5
	N0	2.0	4.7	3.1	8.4	4.3	2.1	3.9	2.6	14.7	4.9
	N1	6.1	17.0	7.3	17.6	12.4	3.8	6.9	11.8	14.7	7.6
	N5	7.7	18.5	15.2	15.0	13.7	7.0	9.3	12.0	15.8	9.4
	N25	10.8	26.1	10.5	25.3	20.0	6.6	14.1	11.1	18.4	12.1
<i>Chenopodium album</i>	t ₀	20.8	35.0	—	6.8	11.1	20.8	35.0	—	6.8	11.1
	N0	16.1	46.0	—	7.0	16.9	20.0	31.5	—	7.0	12.1
	N0	15.4	44.0	—	6.7	10.6	21.7	38.5	—	6.7	10.7
	N1	24.5	49.7	—	8.4	15.2	23.1	36.6	—	9.1	16.6
	N1	19.6	46.0	—	7.7	18.7	21.7	39.5	—	7.9	14.8
	N5	33.0	56.0	—	7.7	24.5	26.2	45.7	—	7.6	23.1
	N5	35.5	59.3	—	8.5	30.3	22.8	49.2	—	8.0	20.5
	N25	45.5	62.7	—	9.9	36.9	36.5	65.8	—	9.5	35.8
	N25	44.8	63.0	—	11.2	40.4	41.0	65.1	—	10.5	35.8

5.1.4 Stickstoffkonzentration

In Tabelle 5.9 ist die Stickstoffkonzentration im Erntegut aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage (*Chenopodium album*) für die einzelnen Arten angegeben.

Die Mittelwerte der Stickstoffkonzentrationen aus den verschiedenen Arten sind in Abbildung 5.16 gegen die Stickstoffkonzentration der Nährlösungen aufgetragen und in Tabelle 5.11 mit den Ergebnissen der Statistik zusammengestellt. Aus dem Experiment im Phytotron wurden folgende Arten für die Mittelwertbildung berücksichtigt: *Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Eucalyptus pauciflora*, *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und *Pseudotsuga menziesii*. *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex* wurden nicht berücksichtigt.

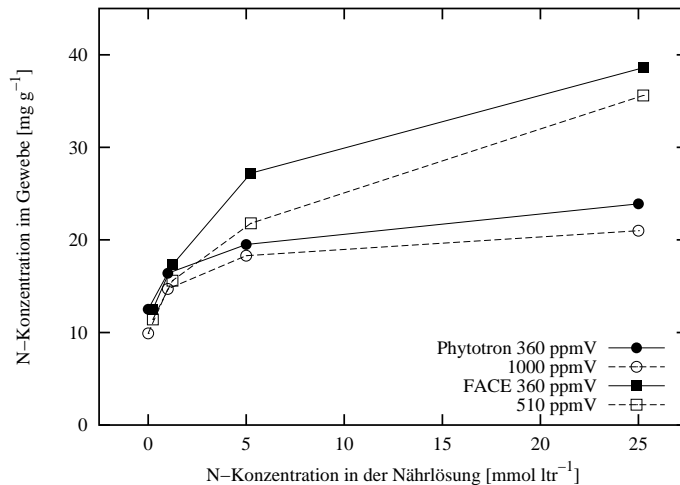


Abbildung 5.16: Mittelwerte der Stickstoffkonzentrationen der gesamten Pflanze am Ende der Expositionsperioden in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Nährlösung. Die Ergebnisse von *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex* gingen nicht in die Mittelwertbildung ein. Mit zunehmender Stickstoffkonzentration in der Nährlösung stieg die Stickstoffkonzentration im Gewebe. Eine erhöhte CO₂-Konzentration hatte eine geringere Stickstoffkonzentration im Gewebe zur Folge.

Vergleich der Nährstoffvarianten: Eine höhere Düngestufe hatte im Mittel eine höhere Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht der Pflanzen zur Folge (Abbildung 5.16). Die Stickstoffkonzentrationen der Gesamtpflanze waren in den Varianten N25 mehr als doppelt so hoch wie die Stickstoffkonzentrationen der Varianten N0 (Tabelle 5.11: $r_N > 2$). Dieser Effekt trat in allen Organen in ähnlicher Größenordnung auf (Tabelle 5.11).

Vergleich der CO₂-Varianten: Die Stickstoffkonzentrationen der Gesamtpflanze waren unter erhöhtem CO₂ sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment im Mittel um 12% geringer als in den Vergleichspflanzen (Tabelle 5.11 \mathcal{M} für Ges. = 0.88).

Dieser Effekt war fast ausschließlich auf den Unterschied der Stickstoffkonzentrationen im Blatt zurückzuführen (Phytotron -17%; FACE -15%). Die anderen Organe wiesen nur geringe Unterschiede zwischen den CO₂-Varianten auf.

Einfluß von CO₂ bei Berücksichtigung der Nährstoffvarianten: Die mittlere Stickstoffkonzentration im Blatt wurde in Düngestufe N0 am deutlichsten durch die erhöhte CO₂-Konzentration verringert (Phytotron -23%; FACE -22%). Dieser Einfluß ließ mit zunehmender Düngestufe nach (N25: Phytotron -11%; FACE +4%).

Die Stickstoffkonzentrationen der anderen Organe wurden in allen Düngestufen relativ uneinheitlich durch erhöhtes CO₂ beeinflusst, wobei große Schwankungen auftraten (z.B. FACE Sproß N0 +32%; N5 -28%).

Tabelle 5.11: Mittelwerte der Stickstoffkonzentration im Erntegut (mg(N) g(TG)^{-1}) aus den Experimenten im Phytotron (obere Hälfte der Tabelle, ohne *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex*) und auf der FACE-Anlage (untere Hälfte der Tabelle) aus aktueller und erhöhter CO_2 -Konzentration. Daneben die Mittelwerte der CO_2 Response-Faktoren (Γ_{CO_2}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, Sp. Sproß, Bl. Blatt, W. Wurzel, Fw. Feinwurzel, Ges. gesamte Pflanze, t_0 Ernte zu Beginn des Experimentes, N0 bis N25 Düngestufen, Γ_N Stickstoff-Response-Faktor, \mathcal{M} Mittelwert der CO_2 Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

Phytotron																
CO ₂	aktuell						erhöht					r _{CO₂}				
	k	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
t ₀	30	12.2	31.6	13.2	23.3	18.9	12.2	31.6	13.2	23.3	18.9					
N0	10	6.1	16.6	7.0	14.0	12.5	5.5	12.7	6.8	13.6	9.9	0.95	*0.77	0.99	0.98	*0.85
N1	10	8.0	23.8	8.1	19.0	16.4	8.1	20.5	8.7	18.5	14.7	0.98	*0.82	1.10	0.97	0.91
N5	10	10.4	29.0	13.4	23.0	19.5	9.8	25.3	12.3	22.1	18.3	0.97	*0.84	0.94	0.96	0.90
N25	10	13.3	32.0	17.4	27.5	23.9	11.9	28.5	16.9	26.4	21.0	0.89	0.89	0.98	0.96	*0.88
r _N	10	*2.71	*2.51	*2.94	*2.07	*2.41	*2.54	*2.90	*2.93	*2.03	*2.48					
M	40											0.94	*0.83	1.00	0.97	*0.88

FACE																
CO ₂	aktuell						erhöht					r _{CO₂}				
	k	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.
t ₀	3	20.8	35.0	—	6.8	11.1	20.8	35.0	—	6.8	11.1					
N0	2	15.7	45.0	—	6.8	12.5	20.8	35.0	—	6.8	11.4	1.32	0.78	—	1.00	0.91
N1	2	22.0	47.8	—	8.0	17.3	22.4	38.0	—	8.5	15.6	1.02	0.79	—	1.06	0.90
N5	2	34.2	57.6	—	8.1	27.2	24.5	47.4	—	7.8	21.8	0.72	0.82	—	0.96	0.80
N25	2	45.1	62.8	—	10.5	38.6	38.7	65.4	—	10.0	35.6	0.86	1.04	—	0.95	0.92
r _N	2	2.85	1.38	—	1.54	3.09	1.85	1.85	—	1.47	3.13					
M	8											0.95	*0.85	—	0.99	*0.88

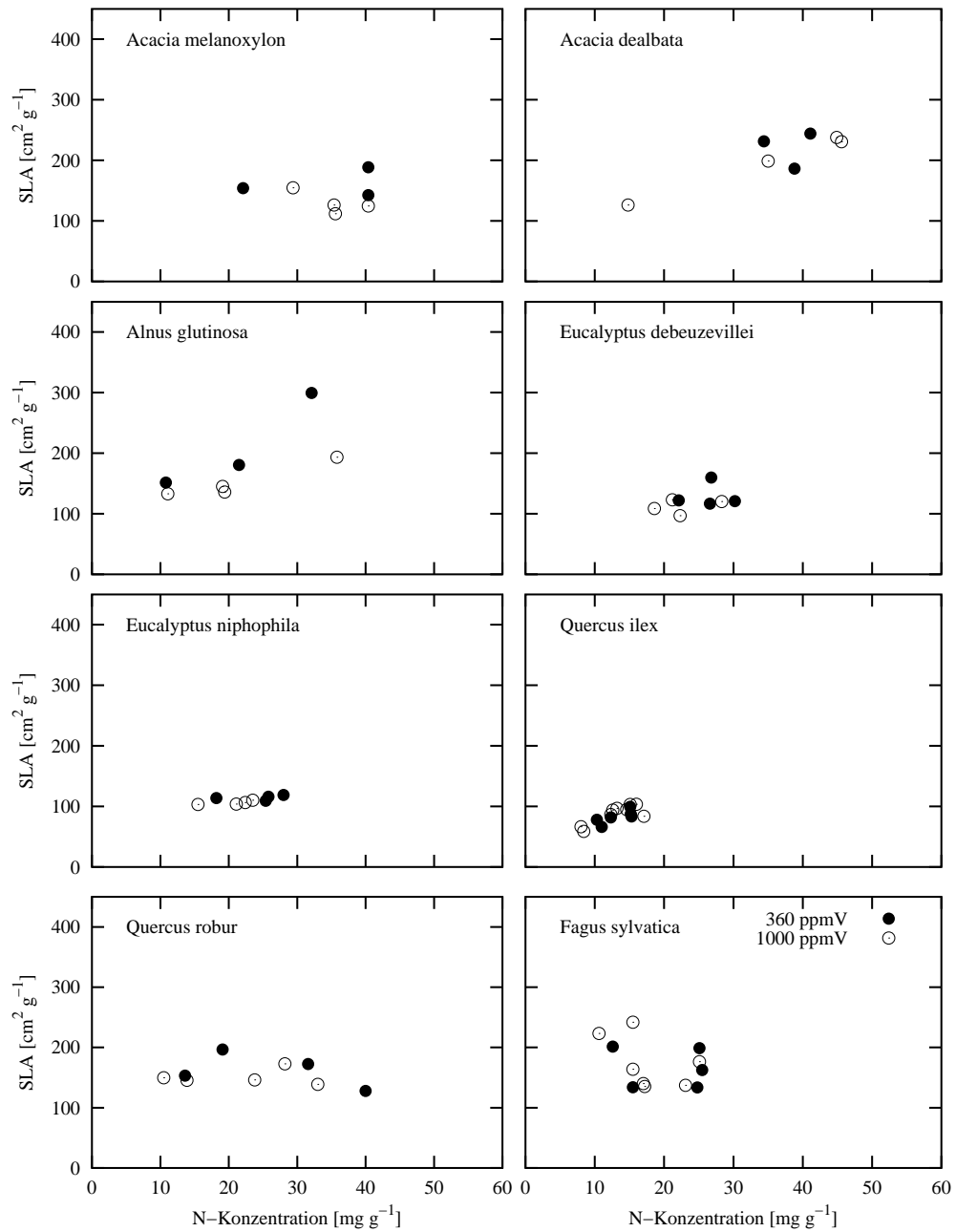


Abbildung 5.17: Spezifische Blattfläche (*SLA*) der Laubblätter an denen Gaswechsellmessungen zur Bestimmung der Stomatakonduktanz und Photosynthese durchgeführt wurden. Übersicht über die verschiedenen Arten. Aktuelle CO₂-Konzentration (360) dunkle Symbole; erhöhte CO₂-Konzentrationen (1000) helle Symbole.

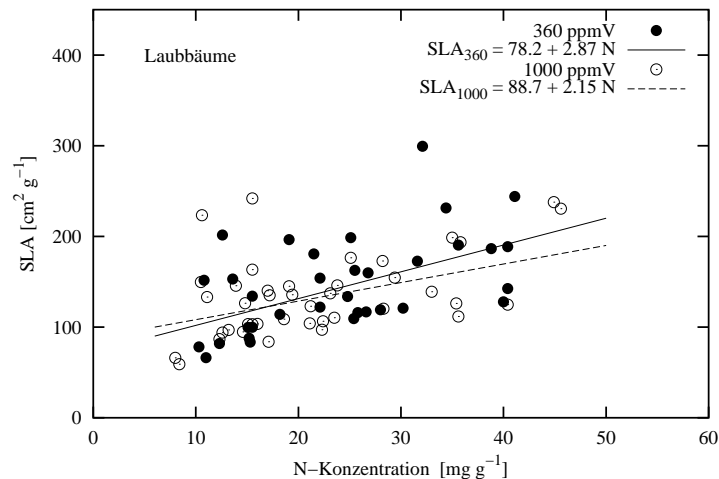


Abbildung 5.18: Spezifische Blattfläche (SLA) der Laubblätter an denen Gaswechsellmessungen zur Bestimmung der Stomatakonduktanz und Photosynthese durchgeführt wurden in Abhängigkeit von ihrer Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht. Übersicht auf der Basis aller Messungen. Aktuelle CO_2 -Konzentration (360 ppmV) dunkle Symbole und durchgezogene Ausgleichskurve; erhöhte CO_2 -Konzentrationen (1000) helle Symbole und gestrichelte Ausgleichskurve.

Spezifische Blattfläche (SLA)

Der Gasaustausch der Blätter mit der Umwelt und die Strahlung, die die Blätter empfangen sind nicht an das Trockengewicht der Blätter, sondern an die Blattfläche gebunden. Da Stomatakonduktanz und Photosynthese aus diesem Grund häufig auf die Blattfläche bezogen werden, ist es sinnvoll auch die Stickstoffkonzentration der Blätter auf die Blattfläche zu beziehen. Der Zusammenhang von Trockengewicht und Blattfläche ist über die spezifische Blattfläche (SLA) gegeben.

Trockengewicht, Blattfläche und Stickstoffkonzentration wurden an den Laubblättern bestimmt, an denen die Gaswechsellmessungen zur Bestimmung der Stomatakonduktanz und der Photosynthese durchgeführt wurden. Die Abbildungen 5.17 und 5.18 stellen die spezifische Blattflächen dieser Blätter in Bezug zur Stickstoffkonzentration dar.

Die einzelnen Arten in Abbildung 5.17 wiesen zumeist eine Zunahme der spezifischen Blattfläche mit steigender Stickstoffkonzentration der Blätter auf. *Acacia melanoxylon*, *Quercus robur* und *Fagus sylvatica* ließen keine systematischen Unterschiede der spezifischen Blattfläche bei verschiedenen Stickstoffkonzentrationen erkennen.

In Abbildung 5.18 ist zu erkennen, daß die mittlere spezifische Blattfläche über die Artgrenzen hinweg mit steigender Stickstoffkonzentration der Blätter zugenommen hat: die Geraden, die an die Ergebnisse angepaßt wurden weisen eine positive Steigung auf. Ein Einfluß der CO_2 -Konzentration auf den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und SLA ist nicht zu erkennen.

Die statistische Auswertung auf der Basis der CO_2 Response-Faktoren ergab einen signifikanten Einfluß der CO_2 -Konzentration auf SLA , wenn die unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen der CO_2 -Varianten nicht berücksichtigt wurden (Tabelle 5.12 auf Seite 120: SLA). Wenn man aber die verschiedenen Stickstoffkonzentrationen berücksichtigt und die spezifische Blattfläche auf die gleiche Stickstoffkonzentration bezieht (Tabelle 5.12: SLA_{nkor}), war der Unterschied zwischen den CO_2 -Varianten gering und nicht signifikant.

Tabelle 5.12: Mittelwerte der Stickstoffkonzentrationen und der spezifischen Blattfläche der Blätter, an denen die Gaswechsellmessungen zur Bestimmung der Stomatakonzduktanz und der Photosynthese durchgeführt wurden aus aktueller (360 ppmV) und erhöhter (1000 ppmV) CO₂-Konzentration. Daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (r_{CO_2}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, N_{TG} Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht (mg(N) g(TG)⁻¹), N_{ALEAF} Stickstoffkonzentration pro Blattfläche (g(N) cm⁻²), SLA spezifische Blattfläche (cm² g(TG)⁻¹), SLA_{nkorr} spezifische Blattfläche nach Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen, t_0 Ernte zu Beginn des Experimentes, N0 bis N25 Düngestufen, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz (p<0.05).

Stickstoffkonzentration und spezifische Blattfläche													
CO ₂	aktuell					erhöht				r _{CO₂}			
	<i>k</i>	<i>N</i> _{TG}	<i>N</i> _{ALEAF}	<i>SLA</i>	<i>SLA</i> _{nkorr}	<i>N</i> _{TG}	<i>N</i> _{ALEAF}	<i>SLA</i>	<i>SLA</i> _{nkorr}	<i>N</i> _{TG}	<i>N</i> _{ALEAF}	<i>SLA</i>	<i>SLA</i> _{nkorr}
N0	8	18.0	0.13	139	173	14.8	0.13	121	163	*0.82	0.96	*0.86	0.91
N1	8	21.9	0.15	154	176	22.1	0.16	141	162	0.98	1.06	0.93	0.93
N5	9	28.6	0.20	154	156	24.7	0.18	136	145	*0.85	0.94	0.90	0.97
N25	7	31.2	0.21	160	156	27.8	0.19	149	152	*0.86	0.92	0.93	0.95
<i>M</i>	32									*0.87	0.97	*0.90	0.95

Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht (N_{TG}) und pro Blattfläche (N_{ALEAF})

Vergleich der Nährstoffvarianten: Sowohl die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht und Fläche als auch die spezifische Blattfläche nahmen mit steigender Düngestufe zu: die Blätter enthielten mit steigender Stickstoffversorgung höhere Konzentrationen an Stickstoff und wurden dünner bzw. weniger dicht (siehe Tabelle 5.12).

Vergleich der CO₂-Varianten: Die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht und die spezifische Blattfläche waren in Blättern aus erhöhter CO₂-Konzentration signifikant geringer als in Blättern aktueller CO₂-Konzentration (Tabelle 5.12). Da sich die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht und die spezifische Blattfläche zwischen den CO₂-Varianten um etwa das gleiche relative Maß unterschieden (Stickstoffkonzentration –13%, SLA –10%) war die Stickstoffkonzentration pro Blattfläche in beiden CO₂-Varianten in etwa gleich ($r_{CO_2} = 0.97$).

Tabelle 5.13: Einfluß der Kohlenhydrate auf die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht am Beispiel der Blätter aus den Respirationmessungen im Phytotron. Im linken Teil der Tabelle sind die Stickstoffkonzentrationen bezogen auf das gesamte Trockengewicht dargestellt (KH-unkorrigiert), im rechten Teil die Stickstoffkonzentrationen bezogen auf das Trockengewicht ohne lösliche Kohlenhydrate und Stärke (KH-korrigiert). Wachstum unter aktueller ($N_{TG,360}$) und erhöhter CO_2 -Konzentration ($N_{TG,1000}$). Daneben die Mittelwerte der CO_2 Response-Faktoren (r_{CO_2}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, N0 bis N25 Düngestufen, \mathcal{M} Mittelwert der CO_2 Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

N_{TG} : Verdünnung durch Kohlenhydrate							
KH-unkorrigiert				KH-korrigiert			
	k	$N_{TG,360}$	$N_{TG,1000}$	r_{CO_2}	$N_{TG,360}$	$N_{TG,1000}$	r_{CO_2}
N0	7	9.50	8.32	*0.82	10.84	9.62	*0.83
N1	8	18.25	15.54	*0.80	19.88	17.62	*0.84
N5	12	23.88	20.74	*0.82	26.03	23.12	*0.84
N25	14	27.61	23.07	*0.77	29.76	25.57	*0.82
\mathcal{M}	41			*0.80			*0.83

Einfluß der Kohlenhydrate auf die Stickstoffkonzentration (N_{TG})

Unter erhöhtem CO_2 kann eine höhere Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke zu einer Verdünnung der Stickstoffkonzentration beitragen. Ich habe daher an den Blättern der Respirationmessungen den Einfluß der Kohlenhydrate auf die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht bestimmt. Hierzu habe ich zum einen die Stickstoffkonzentration auf das Trockengewicht bezogen (KH-unkorrigiert) und zum anderen auf das Trockengewicht nach Abzug der löslichen Kohlenhydrate und Stärke (KH-korrigiert). Die Ergebnisse sind in Tabelle 5.13 dargestellt.

Auch in diesen Blättern nahm die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht mit steigender Düngestufe zu. Darüberhinaus war der Unterschied zwischen den CO_2 -Varianten wiederum sehr deutlich ($r_{\text{CO}_2} = 0.80$).

Durch den Abzug der löslichen Kohlenhydrate und der Stärke vom Trockengewicht stieg die Stickstoffkonzentration um ein bis drei Prozent an, was auf eine Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke zwischen 5% und 15% schließen läßt.

Der Unterschied der Stickstoffkonzentration zwischen den CO_2 -Varianten verringerte sich durch den Abzug der Kohlenhydrate, was auf höhere Kohlenhydratkonzentrationen der Varianten unter erhöhter CO_2 -Konzentration schließen läßt. Allerdings erklärte die unterschiedliche Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke den Unterschied der Stickstoffkonzentration zwischen den CO_2 -Varianten nur zu einem geringen Teil ($r_{\text{CO}_2} = 0.83$ gegenüber 0.80).

5.2 Ergebnisse der Prozeßstudien

Nachdem in Kapitel 5.1 die Ergebnisse zum Einfluß von CO₂ und Stickstoffdüngung auf einige Zustandsgrößen vorgestellt worden sind, sollen in diesem Kapitel die Kenngrößen wichtiger Prozesse vor dem Hintergrund der durch die Expositionsbedingungen veränderten Zustandsgrößen untersucht werden:

- Stickstoffaufnahme
 - relative Aufnahmerate der Feinwurzeln für Stickstoff: RAR_N
- Allokation von Stickstoff
 - Allokationskoeffizienten für Stickstoff: kal_N
- Allokation von Kohlenstoff
 - Allokationskoeffizienten für Kohlenstoff: kal_C
- Stomata-Konduktanz
 - maximale Stomatakonduktanz: $g_{w,max}$
 - Regulation der relativen Öffnungsweite: $k_{o,0}$ und K_{m,C_i}
- Photosynthese
 - Carboxylierungs-Effizienz: CE
 - maximale Assimilationsrate: A_{max}
 - CO₂-Kompensationspunkt: Γ_*
- Respiration
 - Respirationskoeffizient bei Standardtemperatur: kr
 - Q₁₀-Wert des Respirationskoeffizienten: Q_{10}

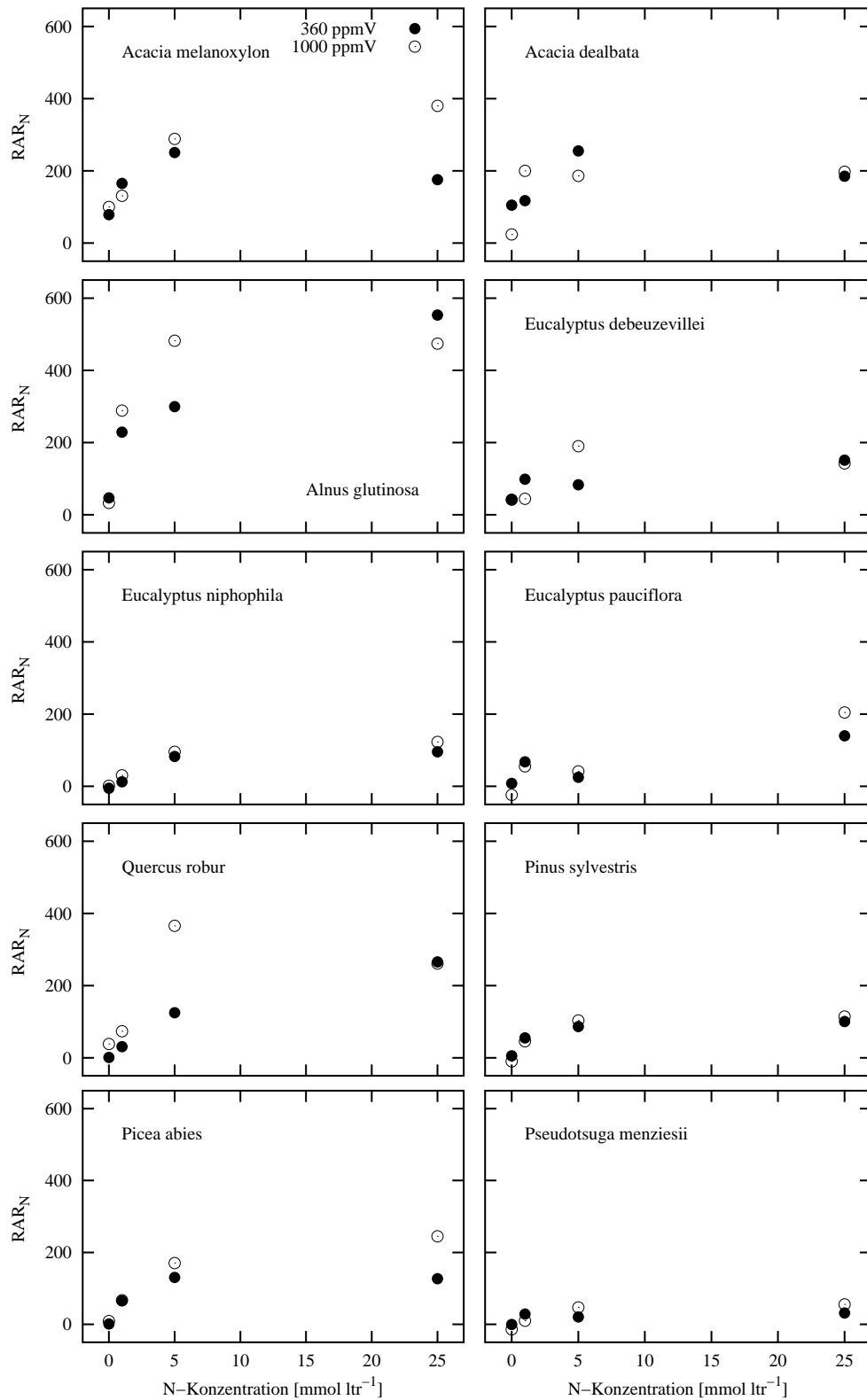


Abbildung 5.19: Relative Stickstoff-Aufnahmerate (RAR_N [mg(N)g(FWN)⁻¹ d⁻¹]) als Funktion der Stickstoffkonzentration in der Nährlösung. Dargestellt sind die Ergebnisse der einzelnen Arten aus dem Experiment im Phytotron.

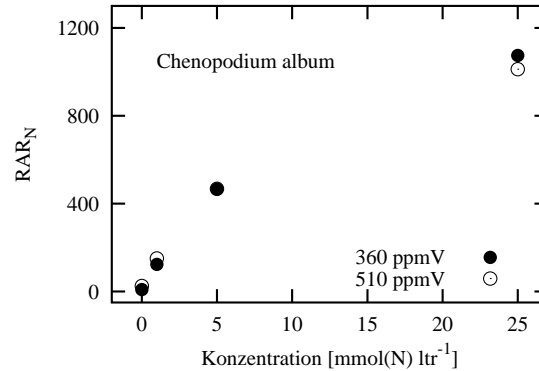


Abbildung 5.20: Relative Stickstoff-Aufnahmerate (RAR_N [mg(N) g(FWN)⁻¹ d⁻¹]) als Funktion der Stickstoffkonzentration in der Nährlösung. Dargestellt sind die Ergebnisse von *Chenopodium album* aus dem Experiment auf der FACE-Anlage.

5.2.1 Aufnahme von Stickstoff

Relative Aufnahmerate der Feinwurzeln für Stickstoff (RAR_N)

Phytotron: Fast alle im Phytotron exponierten jungen Bäume (Abbildung 5.19) wiesen im Bereich der Düngestufen N0 bis N5 mit höherer Stickstoffkonzentration in der Düngelösung eine deutliche Steigerung der relativen Aufnahmeraten auf. Eine weitere Steigerung der Stickstoffkonzentration in der Düngelösung auf 25 mmol Stickstoff pro Liter hatte in den meisten Fällen keine weitere Zunahme der relativen Aufnahmerate zur Folge. Die relative Aufnahmerate der Bäume im Phytotron war also bei einer Konzentration der Nährlösung um 5 mmol(N) ltr⁻¹ in etwa gesättigt.

FACE: *Chenopodium album* im Freiland-Experiment auf der FACE-Anlage wies bis Düngestufe N25 eine deutlich Steigerung der relativen Aufnahmerate mit steigendem Angebot auf (Abbildung 5.20). Zwischen Düngestufe N5 und N25 kann eine leichte Sättigung diese Tendenz vermutet werden. In Düngestufe N25 erreichte *Chenopodium album* in etwa die doppelte relative Aufnahmerate, verglichen mit den höchsten Aufnahmeraten der Bäume aus dem Experiment im Phytotron (man beachte die unterschiedliche Skalierung der Ordinaten in Abbildung 5.19 und 5.20).

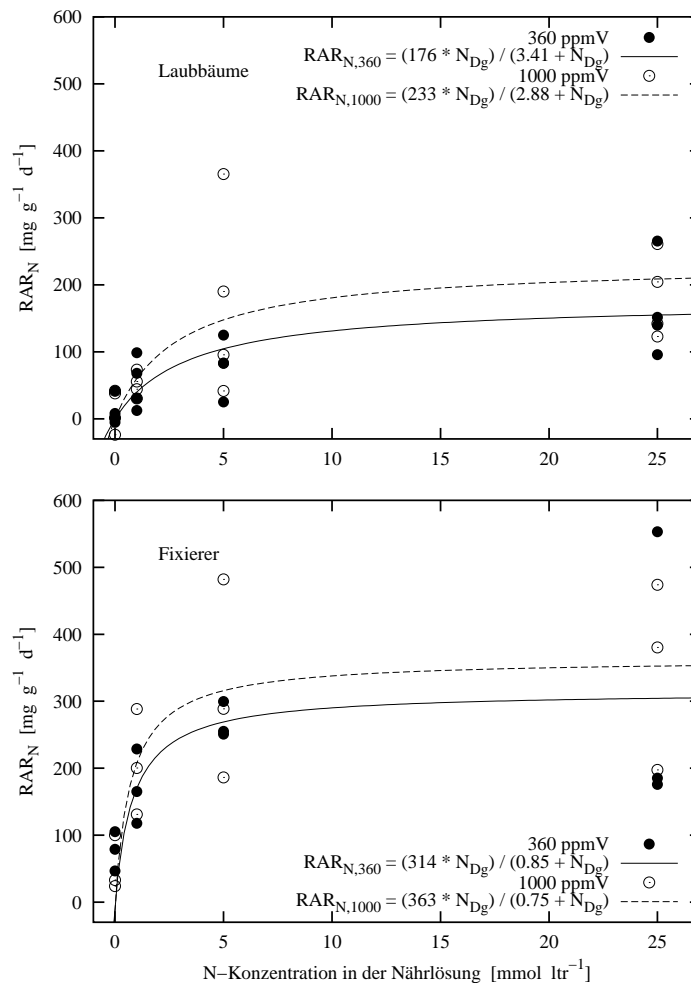


Abbildung 5.21: Relative Stickstoff-Aufnahmerate als Funktion der Stickstoffkonzentration in der Nährlösung. Die obere Graphik zeigt die Ergebnisse für die Laubbäume (*Eucalyptus pauciflora*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Quercus robur*), die untere für die Stickstofffixierer (*Acacia dealbata*, *Acacia melanoxylon*, *Alnus glutinosa*).

Stickstoffaufnahme: Vergleich der Artengruppen

In den Abbildungen 5.21 und 5.22 sind die relativen Aufnahmeraten der verschiedenen Artengruppen und von *Chenopodium album* dargestellt.

Die Stickstoff-Aufnahmeraten waren bei allen Artengruppen im Phytotron in der N5 Variante in etwa gesättigt. *Chenopodium album* wies in der N25 Variante noch eine deutliche Steigerung der relativen Stickstoffaufnahme gegenüber der Variante N5 auf (man beachte die verschiedene Skalierung der Artengruppen aus dem Phytotron und *Chenopodium album*).

Die Fixierer, Arten, die in der Lage waren mit Hilfe von symbiontischen Bakterien Stickstoff aus der Luft zu fixieren (*Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata* und *Alnus glutinosa*) zeichneten sich durch mehrere Unterschiede gegenüber den anderen Arten aus. Zum einen wiesen sie bei Wachstum in stickstofffreier Düngelösung (N0) deutlich positive Aufnahmeraten auf und hatten in Düngestufe N1 höhere relative Aufnahmeraten als die übrigen Arten. In Zusammenhang mit einer deutlichen Ausbildung von Wurzelknöllchen gerade bei Pflanzen aus

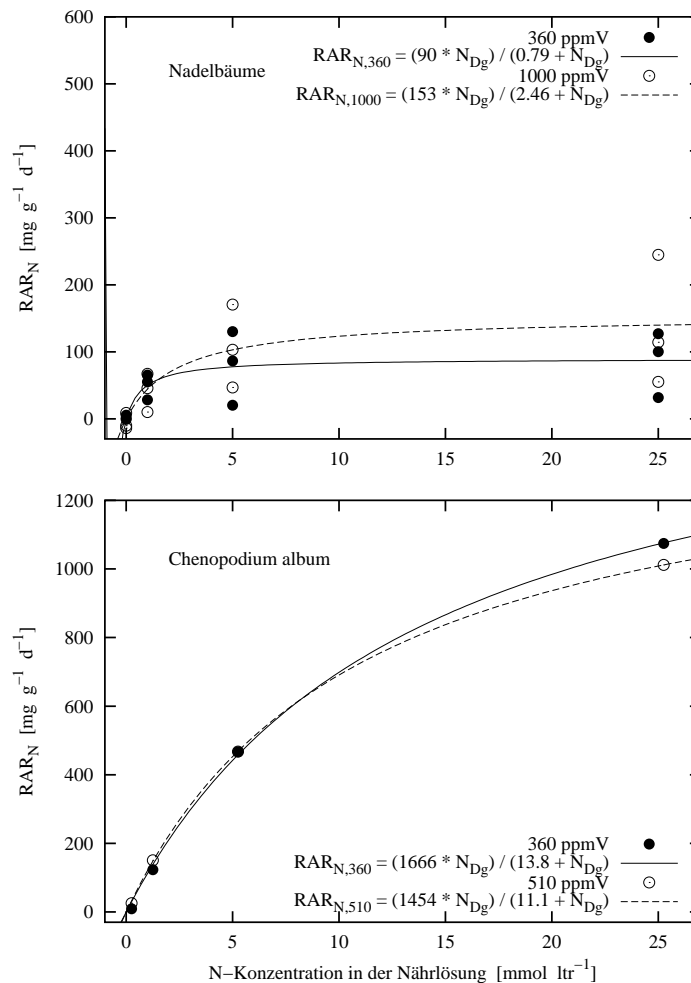


Abbildung 5.22: Relative Stickstoff-Aufnahmerate als Funktion der Stickstoffkonzentration in der Nährlösung. Die obere Graphik zeigt die Ergebnisse für die Nadelbäume (*Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii*), die untere Graphik für *Chenopodium album*.

Düngestufe N0 und N1 deutet dies auf einen hohen Anteil von fixiertem Stickstoff am insgesamt aufgenommenen Stickstoff hin. Zum anderen war die maximale Aufnahmerate, die die Stickstofffixierer in den Düngestufen N5 und N25 erreichten, deutlich höher als bei den anderen Bäumen im Phytotron.

Die Pflanzen im Phytotron wiesen in Düngestufe N0 und N1 unter erhöhter CO_2 -Konzentration z.T. höhere, z.T. aber auch geringere Stickstoff-Aufnahmeraten auf als die Pflanzen unter aktueller CO_2 -Konzentration. In den Düngestufen N5 und N25 hingegen konnten alle drei Artengruppen aus dem Phytotron die Stickstoff-Aufnahmeraten unter erhöhter CO_2 -Konzentration gegenüber den Stickstoffaufnahmeraten unter aktueller CO_2 -Konzentration deutlich steigern (siehe auch Tabelle 5.14).

Chenopodium album hingegen wies in den Düngestufen N0 und N1 unter erhöhter CO_2 -Konzentration eine Steigerung der Stickstoff-Aufnahmeraten gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration auf. In Düngestufe N5 war kein Unterschied zu erkennen, in Düngestufe N25 war die relative Stickstoff-Aufnahmerate der Pflanzen unter erhöhtem CO_2 sogar etwas geringer als die der Pflanzen unter aktueller CO_2 -Konzentration (siehe auch Tabelle 5.14).

Tabelle 5.14: Mittelwerte der relativen Aufnahmerate der Feinwurzeln für Stickstoff von Pflanzen aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration (1000 bzw. 510 ppmV) aus dem Phytotron und den Experiment mit *Chenopodium album* auf der FACE-Anlage. Daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (r_{CO_2}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, N0 bis N25 Düngestufen, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

Relative Aufnahmerate für Stickstoff: RAR_N [mg(N) · g(FWN) ⁻¹ · d ⁻¹]																
CO ₂	aktuell						erhöht					r _{CO₂}				
	<i>k</i>	Fixierer	Laubbäume	Nadelbäume	Phytotron	<i>Ch. album</i>	Fixierer	Laubbäume	Nadelbäume	Phytotron	<i>Ch. album</i>	Fixierer	Laubbäume	Nadelbäume	Phytotron	<i>Ch. album</i>
N0	10	76.9	11.3	1.9	28.1	9.1	52.2	14.3	-5.1	20.0	25.6	0.59	1.92	0.25	0.73	2.82
N1	10	170.4	52.3	49.6	86.9	123.2	206.5	50.9	41.0	94.6	150.8	1.19	1.21	0.67	1.01	1.22
N5	10	268.5	79.0	78.9	135.8	466.9	318.8	173.1	106.8	196.9	467.6	1.11	*1.89	1.54	*1.51	1.00
N25	10	304.6	163.2	86.3	182.6	1074.5	350.5	182.6	138.1	219.6	1011.7	1.26	1.15	1.57	*1.29	0.94
\mathcal{M}	40											0.99	1.51	0.80	1.10	1.34

Zusammenfassung

Die relative Stickstoffaufnahme der Feinwurzeln wurden für folgende Arten untersucht: *Eucalyptus pauciflora*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Quercus robur* (Artengruppe: Laubbäume), *Acacia dealbata*, *Acacia melanoxylon*, *Alnus glutinosa* (Artengruppe: Stickstofffixierer), *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii* (Artengruppe: Nadelbäume) aus dem Phytotron und *Chenopodium album* aus dem Experiment in der FACE-Anlage. In Tabelle 5.14 und 5.15 sind die Ergebnisse für die Artengruppen und *Chenopodium album* nochmals zusammengefaßt.

In den Stickstoffvarianten N0, N1 und N5 (kein, geringes, gutes Stickstoffangebot) stieg die Stickstoffaufnahme pro Feinwurzelstickstoff mit dem Stickstoffangebot deutlich an. Eine weitere Steigerung der Konzentration der Düngelösung auf 25 mmol(N) ltr⁻¹ bewirkte bei den jungen Bäume aus dem Experiment im Phytotron nur eine relativ geringe weitere Steigerung der relativen Aufnahmeraten. *Chenopodium album* im Freiland-Experiment auf der FACE-Anlage konnte die relative Aufnahmerate noch deutlich steigern und wies bei Düngestufe N25 im Vergleich mit der höchsten relativen Aufnahmerate der Bäume im Phytotron (*Alnus glutinosa*; Abbildung 5.19) in etwa die doppelte relative Aufnahmerate auf.

Die Fixierer wiesen, im Gegensatz zu den anderen Artengruppen, auch in der Stickstoffvariante N0 deutlich positive Stickstoffaufnahme auf. Diese Aufnahme war sehr wahrscheinlich auf die Fixierung von Luftstickstoff zurückzuführen; die Feinwurzeln der Fixierer waren bei der Ernte mit Wurzelknöllchen besetzt. Die Wurzelknöllchen waren bei den Pflanzen, die bei geringem Stickstoffangebot (N0 und N1) wuchsen wesentlich deutlicher ausgeprägt als bei hohem Stickstoffangebot. Aufgrund der wenigen Stichproben und der großen Streuung der Werte lassen die Ergebnisse keine Aussagen über einen Einfluß der CO₂-Konzentration auf die Fixierung zu.

Unter erhöhten CO₂-Konzentrationen wiesen die Pflanzen im Phytotron- und FACE-

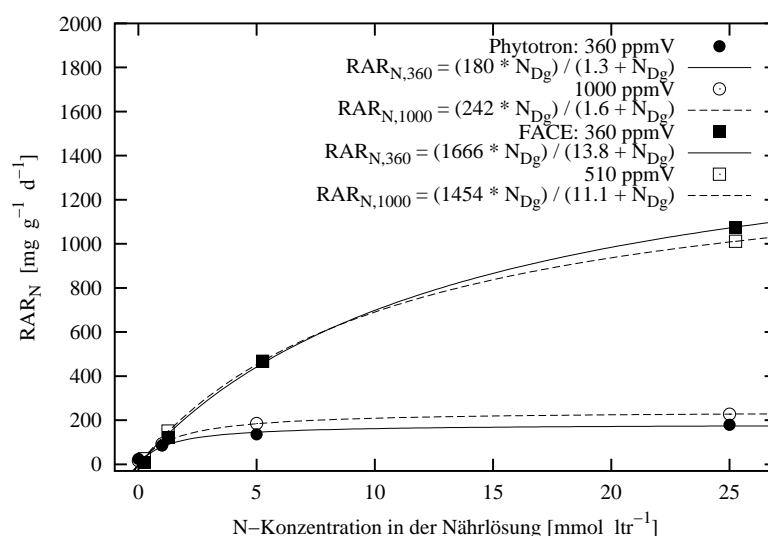


Abbildung 5.23: Mittelwerte der Relative Stickstoffaufnahme (RAR_N [$\text{mg(N) g(FWN)}^{-1} \text{d}^{-1}$]) aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Nährlösung.

Tabelle 5.15: Koeffizienten zur Berechnung der relativen Aufnahme der Feinwurzeln in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration in der Nährlösung. Angegeben sind die Mittelwerte der jeweiligen Artengruppen. RAR_{max} maximale Aufnahme ($\text{mg(N) g(FWN)}^{-1} \text{d}^{-1}$); $K_{m,RAR}$ Michaelis-Konstante der relativen Aufnahme (mg ltr^{-1}).

CO ₂	RAR_{max}		$K_{m,RAR}$	
	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht
Fixierer	314	363	0.81	0.75
Laubbäume	176	233	3.41	2.88
Nadelbäume	90	153	0.73	2.46
<i>Chenopodium album</i>	1666	1454	13.8	11.1

Experiment gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration insgesamt erhöhte relative Aufnahmeraten für Stickstoff auf (Tabelle 5.14 Phytotron +10%; FACE +34%).

Die Pflanzen aus dem Phytotron wiesen in Düngestufe N0 und N1 unter erhöhter CO₂-Konzentration z.T. höhere, z.T. aber auch geringere Stickstoff-Aufnahmeraten auf als die Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration. In Düngestufe N5 und N25 wiesen die Pflanzen aus erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration signifikant erhöhte Aufnahmeraten auf (N5 +51%; N5 +29%, vergleiche auch Abbildung 5.23).

Die relative Aufnahme von *Chenopodium album* im Experiment auf der FACE-Anlage war unter erhöhter CO₂-Konzentration in den Düngestufen N0 und N1 gegenüber den Varianten aus 360 ppmV erhöht (N0 +82%; N1 +22%), in N5 unverändert und in N25 leicht verringert (N0 –6%; siehe Tabelle 5.14 und Abbildung 5.23).

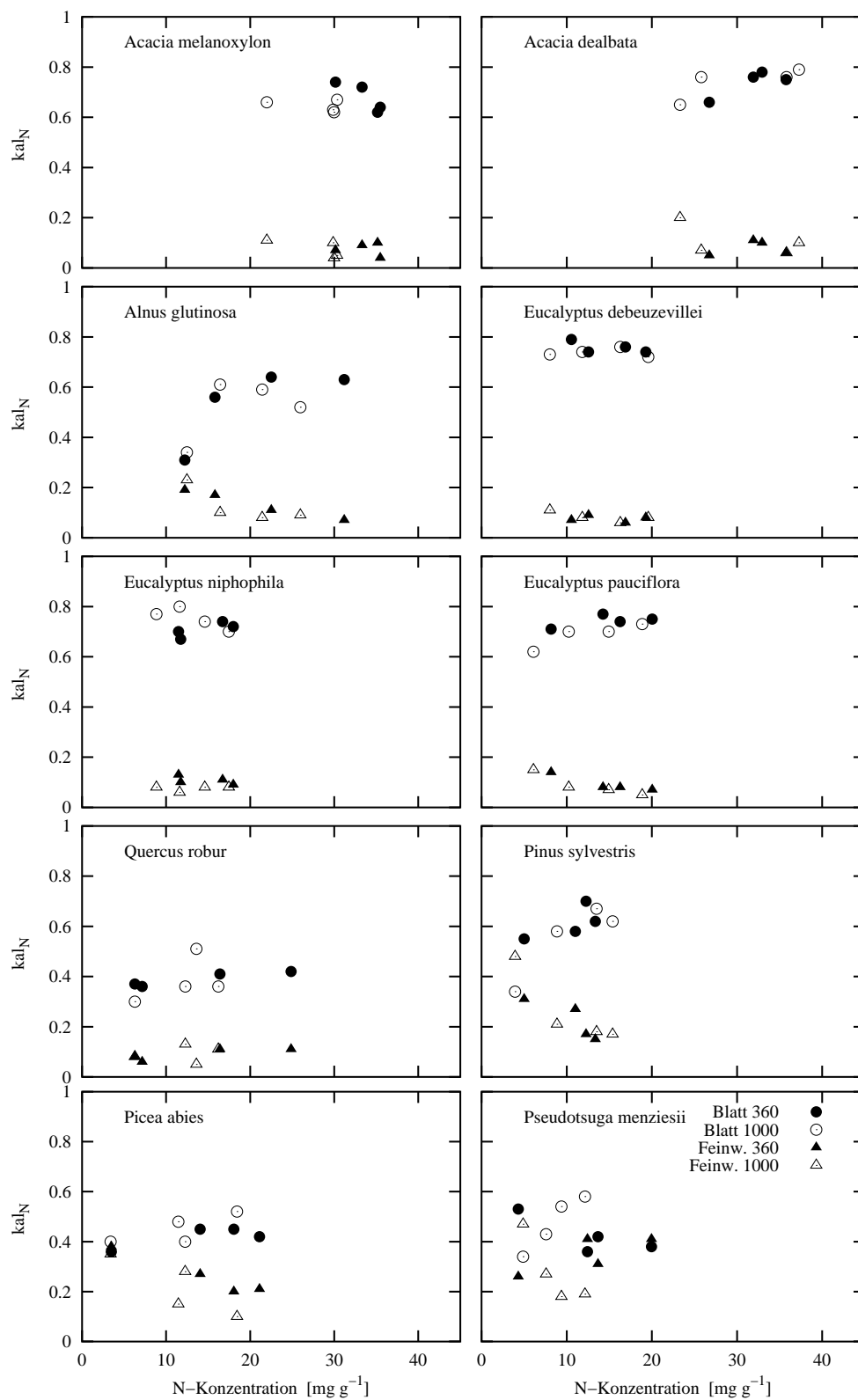


Abbildung 5.24: Allokationskoeffizienten von Stickstoff für Blatt und Feinwurzel als Funktion der Stickstoffkonzentration der Gesamtpflanze. Dargestellt sind die Ergebnisse der Arten aus dem Phytotron.

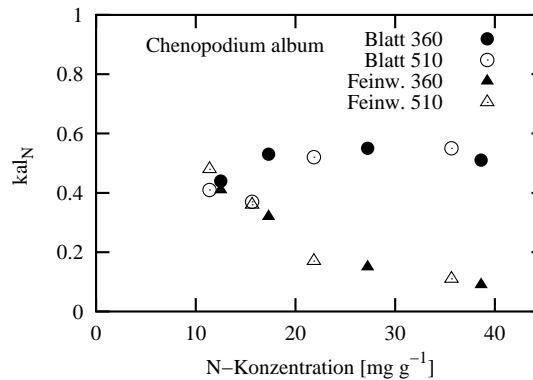


Abbildung 5.25: Allokationskoeffizienten von Stickstoff für Blatt und Feinwurzel als Funktion der Stickstoffkonzentration der Gesamtpflanze. Dargestellt sind die Ergebnisse von *Chenopodium album* aus dem Experiment auf der FACE-Anlage.

5.2.2 Allokation von Stickstoff

Allokation von Stickstoff in Blatt und Feinwurzel

Die Allokationskoeffizienten für das Blatt waren innerhalb der einzelnen Arten bei mittleren bis hohen Stickstoffkonzentrationen der Gesamtpflanze relativ konstant. Bei geringen Stickstoffkonzentrationen nahmen sie zu. Zwischen den verschiedenen Arten unterschieden sich die Allokationskoeffizienten für das Blatt; sie betrugen zwischen 0.3 bei *Quercus robur* und *Pinus sylvestris* und 0.8 bei *Acacia dealbata*, *Eucalyptus debeuzevillei* und *Eucalyptus pauciflora* (siehe Abbildung 5.24).

Das Niveau der Allokationskoeffizienten für Stickstoff in Feinwurzeln lag bei den Bäumen aus dem Phytotron insgesamt deutlich unter dem der Allokationskoeffizienten in Blätter: bei den meisten Pflanzen unter 0.2. Mit zunehmender Stickstoffkonzentration der Gesamtpflanzen nahmen die Allokationskoeffizienten der Feinwurzeln bei den meisten Arten ab.

Bei *Chenopodium album* lagen die Allokationskoeffizienten für die Blätter bei 0.5. Auch hier nahmen die Allokationskoeffizienten bei geringer Stickstoffkonzentration der Gesamtpflanze ab. Die Allokationskoeffizienten für die Feinwurzeln waren zwischen den verschiedenen Stickstoffkonzentrationen sehr unterschiedlich (0.10–0.50), mit einer deutlichen Zunahme bei geringen Stickstoffkonzentrationen.

Die erhöhte CO₂-Konzentrationen beeinflusste in erster Linie die Stickstoffkonzentration der Pflanzen: geringere Stickstoffkonzentrationen bei höherer CO₂-Konzentration. Mit der veränderten Stickstoffkonzentration war dann auch das Allokationsmuster für Stickstoff in Blatt und Feinwurzeln verändert. Ein darüber hinausgehender Einfluß der CO₂-Konzentration war auf der Basis der einzelnen Arten nicht zu erkennen.

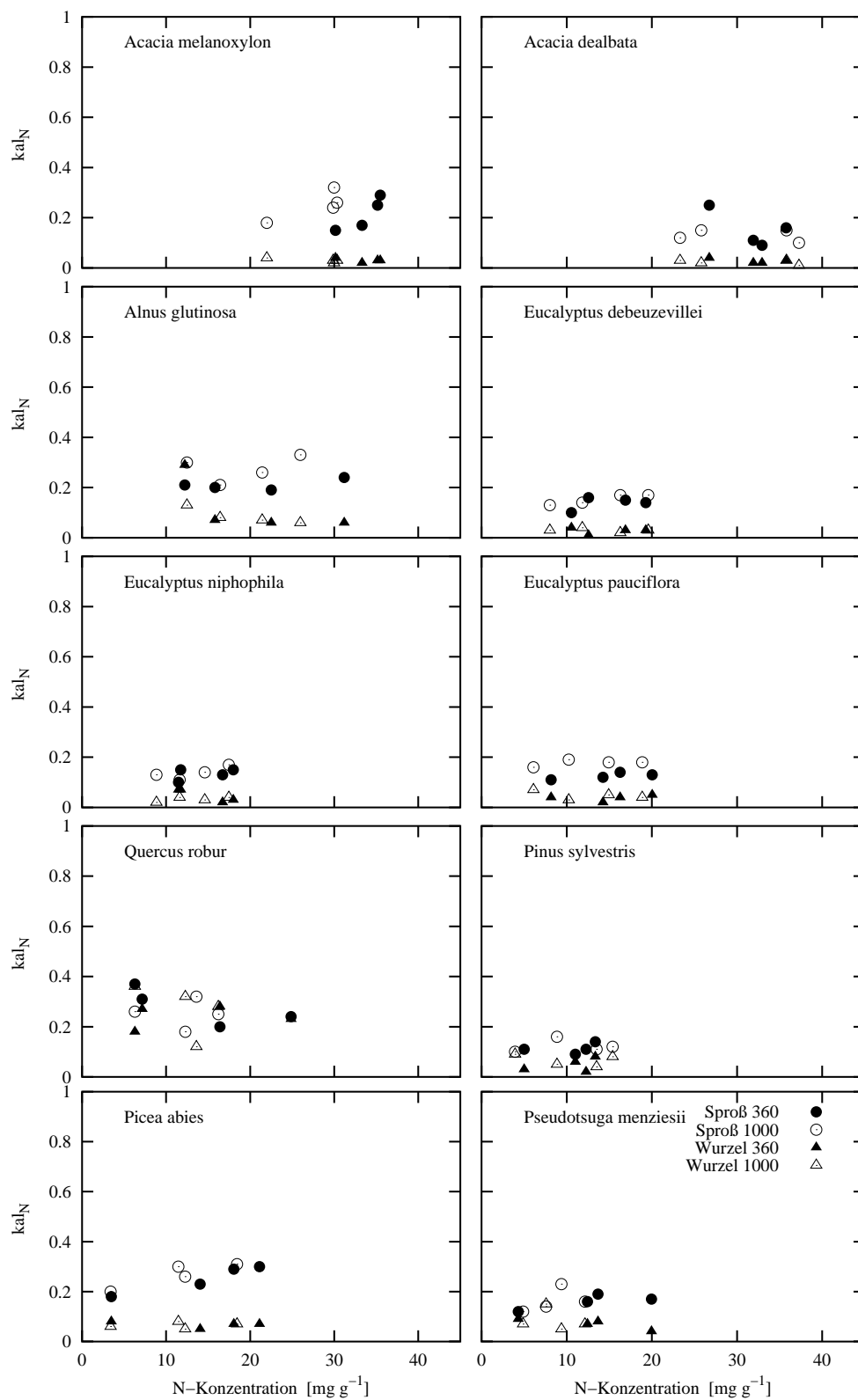


Abbildung 5.26: Allokationskoeffizienten von Stickstoff für Sproß und Wurzel als Funktion der Stickstoffkonzentration der Gesamtpflanze. Dargestellt sind die Ergebnisse der Arten aus dem Phytotron.

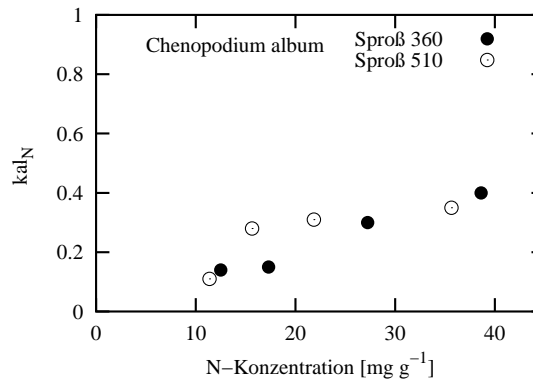


Abbildung 5.27: Allokationskoeffizienten von Stickstoff für den Sproß als Funktion der Stickstoffkonzentration der Gesamtpflanze. Dargestellt sind die Ergebnisse von *Chenopodium album* aus dem Experiment auf der FACE-Anlage.

Allokation von Stickstoff in Sproß und Wurzel

Die jungen Bäume aus dem Phytotron (Abbildung 5.26) wiesen Allokationskoeffizienten für den Sproß zwischen 0.1 und 0.35 auf. Innerhalb einer Art waren die Allokationskoeffizienten bei verschiedenen Stickstoffkonzentrationen der Gesamtpflanze in der Regel wenig verändert.

Die Koeffizienten für die Allokation von Stickstoff in Wurzeln waren bei den Bäumen noch geringer ausgeprägt als die Allokation in den Sproß: sie lagen für die meisten Arten bei 0.05–0.10, nur *Quercus robur* wies Werte bis zu 0.35 auf. Die Allokationskoeffizienten in Wurzeln waren innerhalb der einzelnen Arten relativ konstant, die verschiedenen Stickstoffkonzentrationen hatten keinen erkennbaren Einfluß.

Bei *Chenopodium album* waren die Koeffizienten für die Allokation von Stickstoff in den Sproß im Gegensatz zu den Ergebnissen der Bäume aus dem Phytotron sehr variabel und nahmen mit abnehmender Stickstoffkonzentration in der Gesamtpflanze deutlich ab: von ca. 0.4 auf 0.05 (Abbildung 5.27). Die Wurzeln von *Chenopodium album* wurden insgesamt dem Organ „Feinwurzel“ zugerechnet, da der allergrößte Teil der Wurzel dünn war und einen Durchmesser kleiner 2 mm aufwiesen.

Wenn man die geringere Stickstoffkonzentration unter erhöhtem CO₂ und die damit einhergehenden Verschiebung der Allokation berücksichtigt, hatten die erhöhten CO₂-Konzentrationen auf der Basis der einzelnen Arten keinen erkennbaren Einfluß auf die Allokationskoeffizienten.

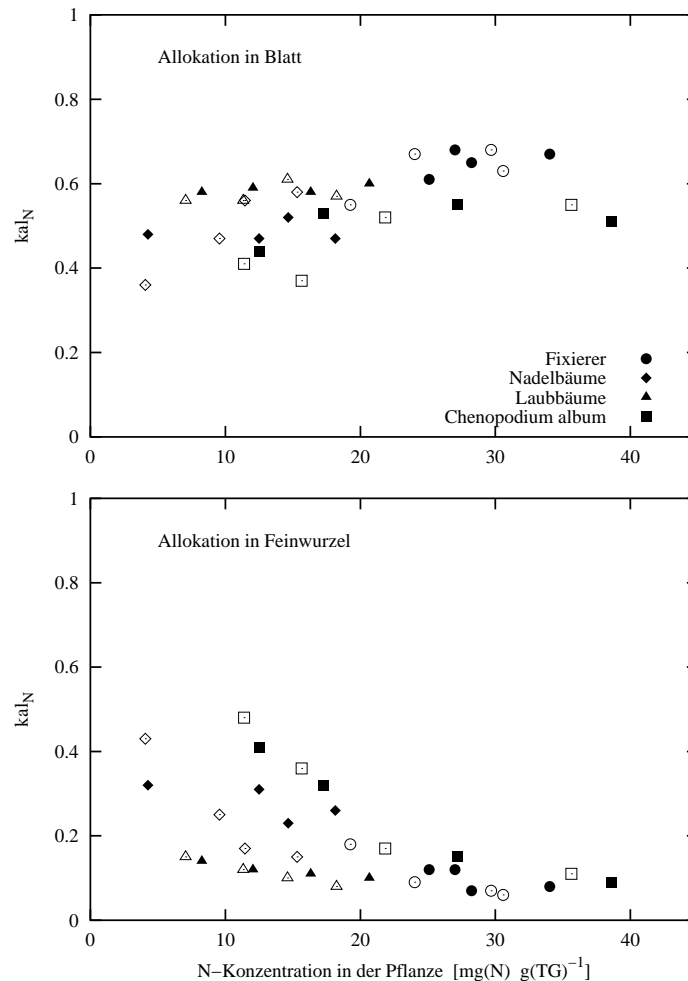


Abbildung 5.28: Mittelwerte der Allokationskoeffizienten von Stickstoff für die Artengruppen als Funktion der Stickstoffkonzentration der Gesamtpflanze: Blatt und Feinwurzeln. Dunkle Symbole: aktuelle CO_2 -Konzentration; helle Symbole: erhöhte CO_2 -Konzentration (1000 ppmV bzw. 510 ppmV).

Vergleich der Artengruppen

In Abbildung 5.28 und 5.29 werden die Allokationskoeffizienten für die Artengruppen zusammengefaßt, indem für jede Artengruppe die Mittelwerte berechnet wurden. Die verschiedenen CO_2 -Konzentrationen sind durch die Farbe der Symbole gekennzeichnet: aktuelle CO_2 -Konzentration: dunkle Symbole; erhöhte CO_2 -Konzentration: helle Symbole.

Bei Betrachtung der Artengruppen sind zunächst die verschiedenen Stickstoffkonzentrationen zu beachten, die für die Artengruppen ermittelt wurden: Laub- und Nadelbäume wiesen überwiegend geringe Konzentrationen auf ($5\text{--}20\text{ mg g}^{-1}$), Fixierer höhere ($20\text{--}30\text{ mg g}^{-1}$), während die Stickstoffkonzentrationen von *Chenopodium album* sehr variabel waren ($10\text{--}40\text{ mg g}^{-1}$). Dementsprechend unterschieden sich die Allokationsmuster zwischen den Artengruppen zum Teil schon aufgrund der verschiedenen Stickstoffkonzentrationen, hinzu kommen bei gleicher Stickstoffkonzentration Unterschiede zwischen den Artengruppen.

Die Abhängigkeit der Allokationskoeffizienten für Blätter von der Stickstoffkonzentration schien bei allen Bäumen aus dem Phytotron ein ähnliches Muster aufzuweisen: die Allokationskoeffizienten stiegen von 0.3 bei 5 mg g^{-1} auf 0.7 bei 35 mg g^{-1} . *Chenopodium album*

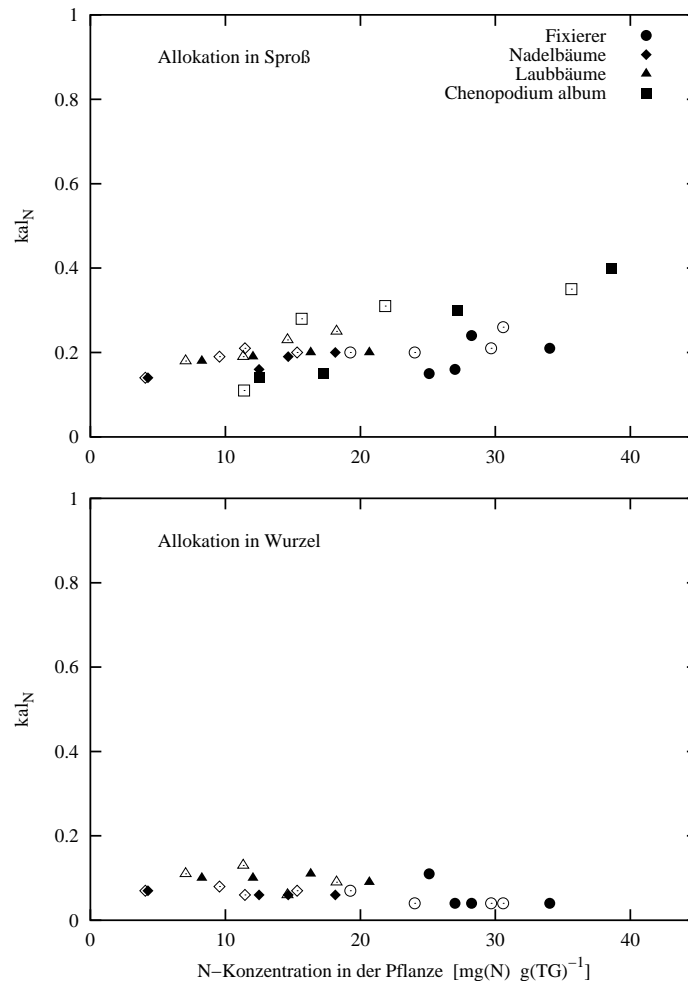


Abbildung 5.29: Mittelwerte der Allokationskoeffizienten von Stickstoff für die Artengruppen als Funktion der Stickstoffkonzentration der Gesamtpflanze: Blatt und Feinwurzeln. Dunkle Symbole: aktuelle CO₂-Konzentration; helle Symbole: erhöhte CO₂-Konzentration (1000 ppmV bzw. 510 ppmV).

wies bei gleichen Stickstoffkonzentrationen geringere Allokationskoeffizienten für Blätter auf als die Bäume, wobei auch hier die Allokation mit steigender Konzentration zunahm.

Die Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln unterschieden sich zwischen den Artengruppen deutlich und wiesen innerhalb der Artengruppen zum Teil eine starke Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration auf. Die Laubbäume wiesen auch bei geringen Stickstoffkonzentrationen geringe Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln auf, die darüberhinaus kaum durch die Stickstoffkonzentration beeinflusst schienen. Nadelbäume wiesen bei ähnlich geringen Stickstoffkonzentrationen deutlich höhere Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln auf, die zumindest für die Varianten in erhöhtem CO₂ mit abnehmenden Stickstoffkonzentration stark zunahmen. Die Fixierer wiesen bei hohen Stickstoffkonzentrationen geringe Allokationskoeffizienten für die Feinwurzeln auf, die mit abnehmender Konzentration an Stickstoff zunahmen. Den deutlichsten Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Allokationskoeffizienten wies *Chenopodium album* auf, wobei zu beachten ist, daß Wurzeln und Feinwurzeln gemeinsam als Feinwurzeln ausgewertet wurden. Bei hohen Stickstoffkonzentrationen waren die Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln ähnlich gering wie bei den Fixierern, während sie bei geringen Stickstoffkonzentrationen auf 0.5 anstiegen, was weitaus höher war als bei den anderen Artengruppen.

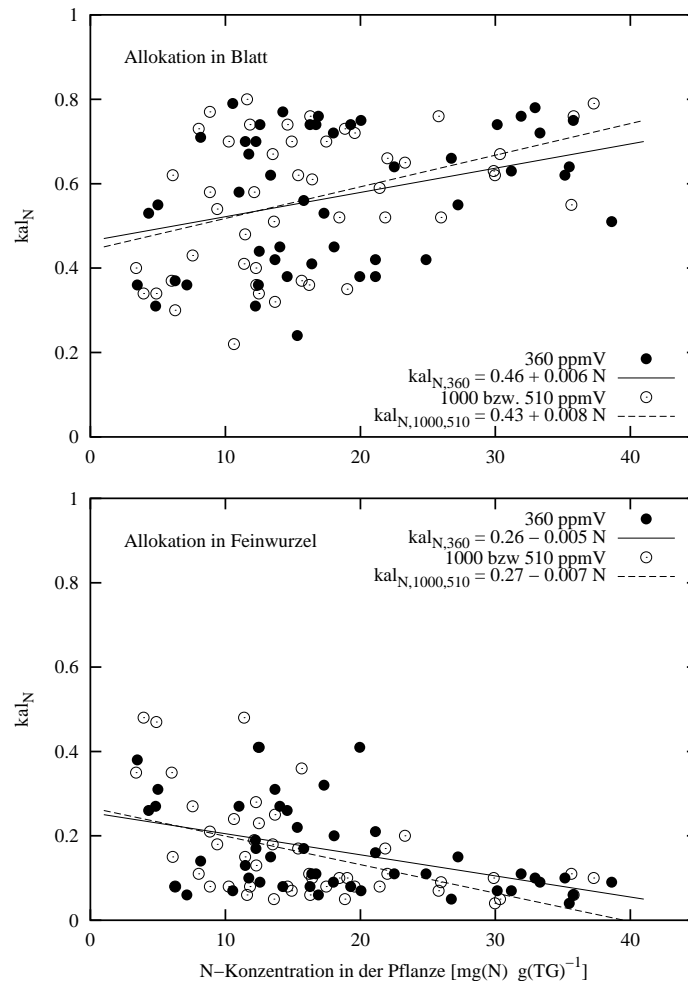


Abbildung 5.30: Allokationskoeffizienten von Stickstoff für Blatt und Feinwurzel in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der gesamten Pflanze: Übersicht auf der Basis aller Daten (außer *Fagus sylvatica* und *Quercus robur*).

Die Allokationskoeffizienten für den Sproß zeigten bei den Bäumen aus dem Phytotron geringe Unterschiede zwischen den Artengruppen und eine geringe Zunahme mit steigender Stickstoffkonzentration. Deutlich variabler waren dagegen die Allokationskoeffizienten für den Sproß bei *Chenopodium album*: sie nahmen mit steigender Stickstoffkonzentration deutlich von 0.1 auf 0.4 zu.

Die Allokationskoeffizienten für die Wurzeln waren bei den drei Artengruppen aus dem Phytotron ähnlich gering, zwischen 0.05 und 0.15, wobei Nadelbäume bei gleichen Stickstoffkonzentrationen im Schnitt geringere Allokationskoeffizienten für die Wurzeln aufwiesen als Laubbäume. Die Fixierer investierten den geringsten Anteil an Stickstoff in die Wurzeln. Eine leichte Zunahme der Allokationskoeffizienten mit abnehmender Stickstoffkonzentration deutete sich an.

Einfluß von Düngung und CO_2 -Konzentration auf der Basis aller Messungen

Zur Beurteilung des Einflusses von Stickstoffdüngung und CO_2 -Konzentration der Atmosphäre auf die Allokationskoeffizienten für Stickstoff sind in Abbildung 5.30 und 5.31 alle

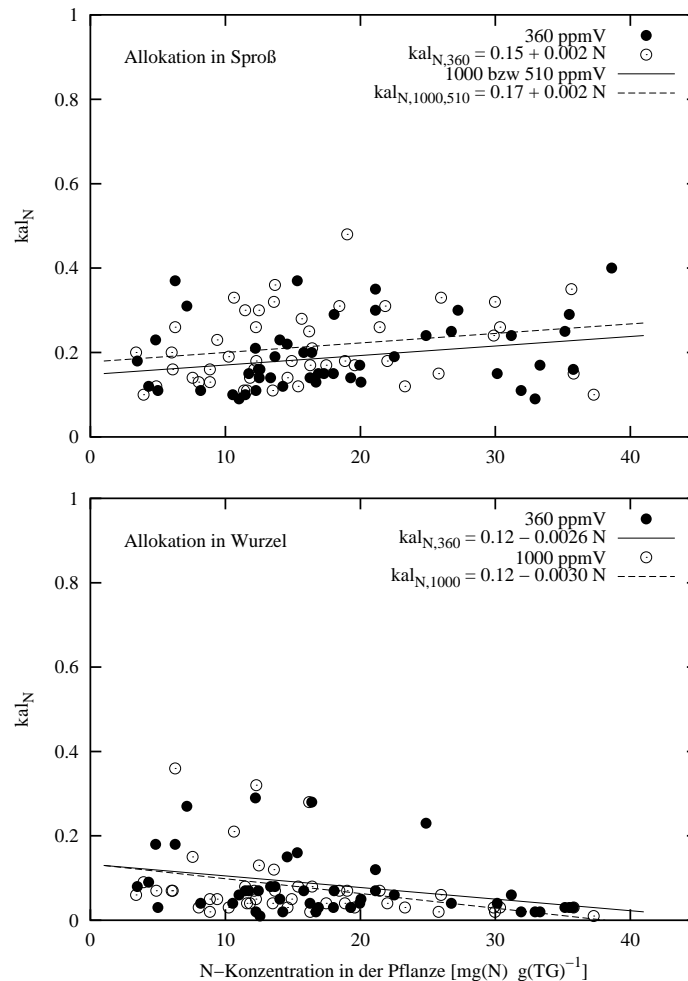


Abbildung 5.31: Allokationskoeffizienten von Stickstoff für Sproß und Wurzel in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der gesamten Pflanze: Übersicht auf der Basis aller Daten (außer *Fagus sylvatica* und *Quercus robur*).

Messungen zusammengefaßt. In Tabelle 5.16 sind Mittelwerte und Response-Faktoren zusammengefaßt.

Die Übersichten zeigen einen klaren Zusammenhang der Allokationskoeffizienten mit der Stickstoffkonzentration der Pflanzen: mit zunehmender Stickstoffkonzentration nahmen die Allokationskoeffizienten für Blatt und Sproß zu, während die Allokation in Wurzel und Feinwurzel abnahm. Hinter der Streuung verbergen sich dabei die Unterschiede zwischen den Arten, die Variation innerhalb einer Art und Messfehler bei der Bestimmung des Trockengewichtes und der Stickstoffkonzentration.

Ein Einfluß der CO_2 -Konzentration auf den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Allokationskoeffizienten ist vor dem Hintergrund der Streuung aus den Abbildungen nicht zu entnehmen: die Ausgleichsgeraden kreuzen sich entweder im Bereich der Meßwerte (Blatt, Wurzel, Feinwurzel) oder sie sind gering parallel verschoben (Sproß).

Die statistische Auswertung ergibt insbesondere für die stickstoffkorrigierten CO_2 Response-Faktoren ein differenzierteres Bild: die Allokation in Blatt und Wurzel wurde kaum durch die CO_2 -Konzentration beeinflusst. Die Allokation in den Sproß war unter erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant erhöht. Die Allokation in die Feinwurzeln war unter erhöhter CO_2 -

Tabelle 5.16: Mittelwerte der Allokationskoeffizienten für Stickstoff aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration (1000 bzw 510 ppmV). Daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (Γ_{CO_2}) und die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren nach Korrektur der durch erhöhtes CO₂ induzierten Unterschiede der Stickstoffkonzentration ($\Gamma_{CO_2\text{korrr}}$). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, Sp. Sproß, Bl. Blatt, W. Wurzel, FW. Feinwurzel, t_0 Verteilung des Stickstoffes zu Beginn des Experimentes, N0 bis N25 die Düngestufen, Γ_N Stickstoff Response-Faktor, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

CO ₂	k	aktuell				erhöht				Γ_{CO_2}				$\Gamma_{CO_2\text{korrr}}$			
		Sp.	Bl.	W.	Fw.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Sp.	Bl.	W.	Fw.
t_0	11	0.18	0.54	0.12	0.16	0.18	0.54	0.12	0.16								
N0	11	0.15	0.57	0.09	0.20	0.16	0.52	0.09	0.25	1.12	0.88	0.97	*1.24	1.14	0.90	0.85	*1.10
N1	11	0.17	0.59	0.07	0.18	0.19	0.58	0.08	0.16	1.08	1.01	1.30	0.85	1.09	1.03	1.18	0.78
N5	11	0.20	0.61	0.07	0.13	0.22	0.63	0.05	0.11	1.04	1.06	0.88	0.85	1.05	1.08	0.87	0.84
N25	11	0.21	0.60	0.07	0.14	0.23	0.61	0.07	0.10	1.11	1.02	1.03	*0.77	*1.13	1.06	0.88	*0.66
Γ_N	11	*1.31	1.06	0.83	0.77	*1.29	*1.24	0.88	*0.48								
\mathcal{M}	44									1.09	0.99	1.04	0.91	*1.10	1.01	0.94	*0.83

Konzentration signifikant verringert, insbesondere in Düngestufe N25. In Düngestufe N0 war die Allokation in Feinwurzeln unter erhöhter CO₂-Konzentration erhöht.

Zusammenfassung

Der Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Stickstoffallokation wurde anhand der Allokationskoeffizienten für folgende Arten untersucht: *Eucalyptus pauciflora*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Quercus robur* (Artengruppe: Laubbäume), *Acacia dealbata*, *Acacia melanoxylon*, *Alnus glutinosa* (Artengruppe: Stickstofffixierer), *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii* (Artengruppe: Nadelbäume) aus dem Phytotron und *Chenopodium album* aus dem Experiment in der FACE-Anlage.

Mit steigender Stickstoffkonzentration war eine deutliche Verschiebung der Allokation von den unterirdischen Organen Wurzel und Feinwurzel zu den oberirdischen Organen Blatt und Sproß zu beobachten.

Neben dem Zusammenhang mit der Stickstoffkonzentration zeigten die Allokationsmuster deutliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Artengruppen und einzelnen Arten. Dies wurde am deutlichsten für die Allokationskoeffizienten in die Feinwurzeln. Während *Chenopodium album* bei hohen Stickstoffkonzentrationen 10%, bei geringen Stickstoffkonzentrationen aber bis zu bis zu 50% des Stickstoffes in Feinwurzeln (inkl. Wurzeln) investierte, wiesen die Laubbäume nicht mehr als 18% in den Feinwurzeln (28% inkl. Wurzel) auf und zeigten kaum eine Reaktion auf die Stickstoffkonzentration.

Nach Korrektur der durch erhöhte CO₂-Konzentrationen induzierten Unterschiede der Stickstoffkonzentrationen zwischen den CO₂-Varianten waren die Allokationskoeffizienten für Sproß und Blatt erhöht, die Allokationskoeffizienten für Wurzel und Feinwurzel verringert.

Tabelle 5.17: Mittelwerte der Allokationskoeffizienten für Kohlenstoff aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration (1000 bzw 510 ppmV). Daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (r_{CO_2}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, Sp. Sproß, Bl. Blatt, W. Wurzel, Fw. Feinwurzel, t_0 Verteilung des Kohlenstoffes zu Beginn des Experimentes, N0 bis N25 die Düngestufen, r_N Stickstoff-Response-Faktor, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

CO ₂	k	aktuell				erhöht				r_{CO_2}			
		Sp.	Bl.	W.	Fw.	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Sp.	Bl.	W.	Fw.
t_0	11	0.28	0.45	0.15	0.11	0.28	0.45	0.15	0.11				
N0	11	0.28	0.44	0.11	0.18	0.27	0.42	0.10	0.20	0.95	0.98	0.84	*1.08
N1	11	0.30	0.41	0.10	0.18	0.31	0.44	0.10	0.15	1.04	1.08	1.08	0.81
N5	11	0.35	0.42	0.08	0.14	0.35	0.47	0.06	0.11	0.98	1.12	0.82	0.81
N25	11	0.34	0.45	0.08	0.13	0.37	0.46	0.07	0.10	*1.08	1.00	0.91	*0.73
r_N	11	*1.27	1.11	0.68	0.85	*1.44	*1.13	0.74	*0.57				
\mathcal{M}	44									1.01	1.04	0.91	0.85

5.2.3 Allokation von Kohlenstoff

In Tabelle 5.17 sind die Mittelwerte und Response-Faktoren der Allokationskoeffizienten für Kohlenstoff angegeben. Auf eine Darstellung der Einzel-Ergebnisse verzichte ich, da sich die Allokationskoeffizienten für Kohlenstoff von den Allokationskoeffizienten für Stickstoff im Niveau unterscheiden, was in den unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen der Organe zum Ausdruck kommt, aber annähernd die gleichen Reaktion auf Düngung und CO₂-Konzentration der Atmosphäre aufwiesen.

Die Blätter waren das Organ mit der höchsten Stickstoffkonzentration, dementsprechend waren die Allokationskoeffizienten für Blattstickstoff wesentlich größer als die Allokationskoeffizienten für Blattkohlenstoff ($kal_{N,Bl}$ 0.52–0.61 gegenüber $kal_{C,Bl}$ 0.41–0.47). Der Sproß wies die geringste Stickstoffkonzentration auf, so daß die Allokationskoeffizienten für Sproßstickstoff kleiner waren als die Allokationskoeffizienten für Sproßkohlenstoff ($kal_{N,Sp}$ 0.15–0.21 gegenüber $kal_{C,Sp}$ 0.27–0.37). Die Allokationskoeffizienten für Wurzel und Feinwurzel unterschieden sich zwischen Stickstoff und Kohlenstoff wenig.

Die Stickstoffdüngung hatte auf die Allokationskoeffizienten von Kohlenstoff annähernd denselben Effekt wie auf die Allokationskoeffizienten für Stickstoff (ausgedrückt als Response-Faktor r_N): mit steigender Düngestufe war eine deutliche Verschiebung der Allokation von den unterirdischen Organen Wurzel und Feinwurzel zu den oberirdischen Organen Blatt und Sproß zu beobachten.

Der Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf die Allokationskoeffizienten für Kohlenstoff entsprach in etwa dem Einfluß von CO₂ auf die Allokationskoeffizienten für Stickstoff nach Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentration der CO₂-Varianten: die Allokationskoeffizienten in Sproß und Blatt waren im Mittel aller Düngestufen leicht erhöht, die Allokationskoeffizienten in Wurzel und Feinwurzel leicht verringert. In Düngestufe N0 waren die Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln unter erhöhten CO₂-Konzentrationen gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration signifikant erhöht.

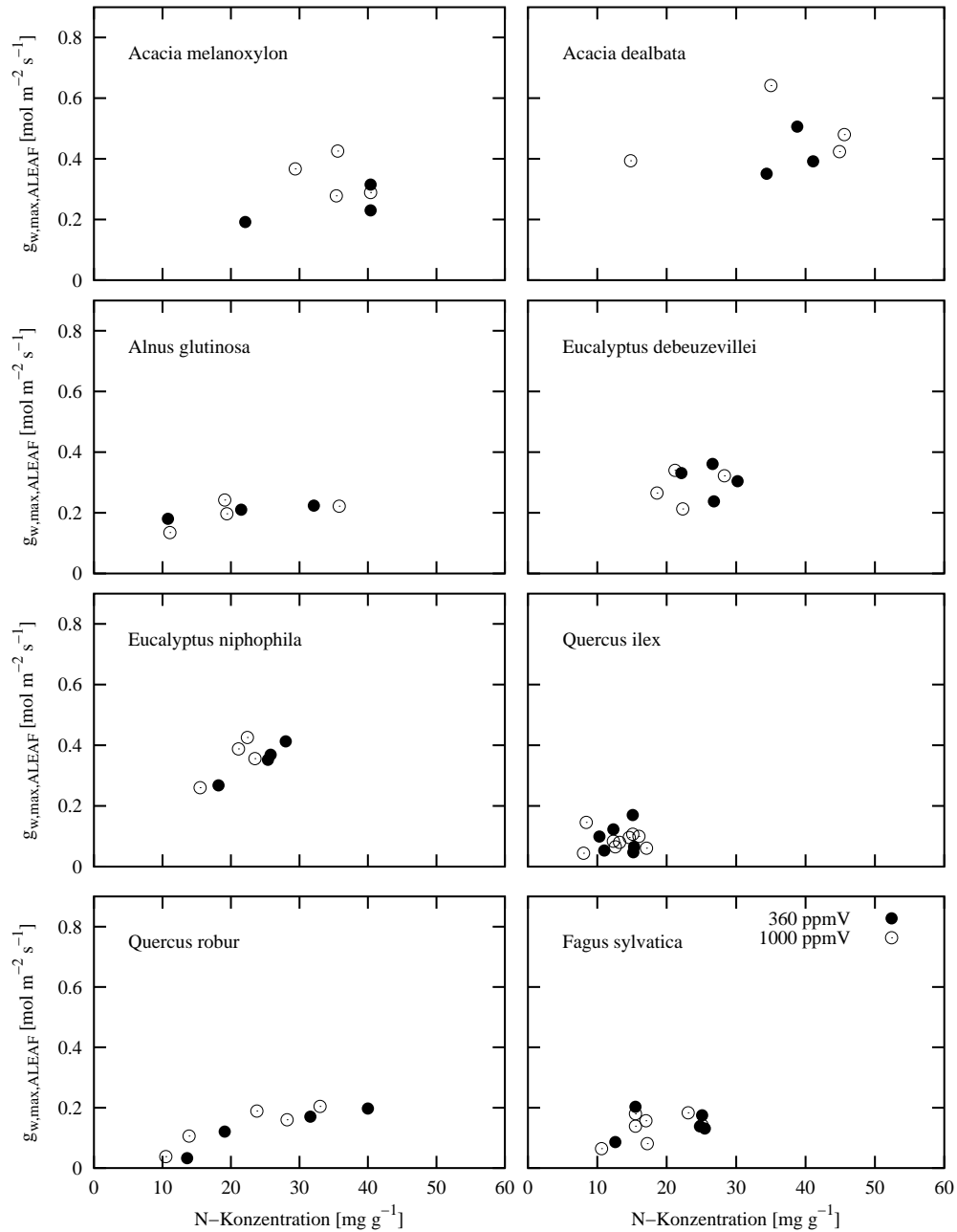


Abbildung 5.32: Maximale Stomatakundtanz für Wasserdampf pro Blattfläche ($g_{w,max,ALEAF}$), aufgetragen gegen die Stickstoffkonzentration der Blätter, an denen die Messungen durchgeführt wurden.

5.2.4 Regulation der Stomatakundtanz

Das Kapitel zum Einfluß von Stickstoffdüngung und CO_2 auf die Regulation der Stomatakundtanz ist in drei Bereiche geteilt: zuerst wird der Einfluß auf die maximale Stomatakundtanz vorgestellt ($g_{w,max}$), danach der Einfluß auf die im Modell relevanten Parameter: maximale Pumprate ($k_{o,0}$) und CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkundtanz K_{m,C_i} . Die Mittelwerte der Ergebnisse, die Ergebnisse der Statistik und Beispiele für die Auswirkungen der beobachteten Änderungen der Parameter sind am Ende des Kapitels auf Seite 150 zusammengefaßt.

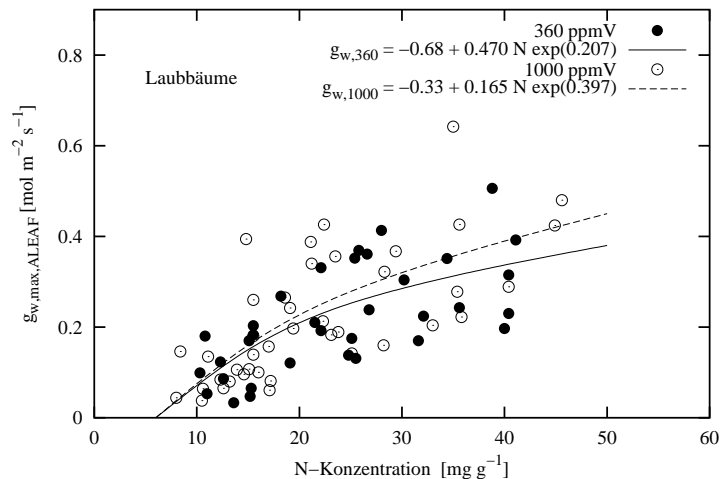


Abbildung 5.33: Maximale Stomatakonduktanz für Wasserdampf pro Blattfläche ($g_{w,max,ALeAF}$), aufgetragen gegen die Stickstoffkonzentration der Blätter, an denen die Messungen durchgeführt wurden. Übersicht über die Messungen an Laubbäumen.

Maximale Stomatakonduktanz pro Blattfläche: $g_{w,max,ALeAF}$

Die maximale Stomatakonduktanz wurde aus Gaswechsellmessungen abgeleitet. Daneben wurden die morphologischen Grundlagen der maximalen Stomatakonduktanz gemessen: Stomatadichte auf der Blattfläche und Länge des Öffnungsspalt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen ergaben zwar Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten, sie ließen aber auf Grund einer großen Streuung der Meßwerte innerhalb der einzelnen Arten weder einen Einfluß der Stickstoffkonzentration noch der CO_2 -Konzentration erkennen. Ich habe daher auf eine separate Darstellung dieser Ergebnisse verzichtet.

In Abbildung 5.32 ist die maximale aus den Gaswechsellmessungen ermittelte Stomatakonduktanz für Wasserdampf pro Blattfläche ($g_{w,max,ALeAF}$) gegen die Stickstoffkonzentration der Blätter aufgetragen, an denen die Messungen durchgeführt wurden. Abbildung 5.33 faßt die Meßreihen zusammen. Die Messungen an Nadelbäumen konnten nicht in Bezug zur Blattfläche ausgewertet werden, da die Blattflächen der Nadeln nicht bestimmt wurden.

Die Ergebnisse der einzelnen Arten in Abbildung 5.32 zeigen, daß die maximale Stomatakonduktanz mit steigender Stickstoffkonzentration in den Blättern zunahm, wobei diese Tendenz von einer starken Streuung der Daten überlagert war.

Im Mittel über die untersuchten Pflanzenarten hinweg (Abbildung 5.33) wiesen die Blätter bei steigenden Stickstoffkonzentrationen eine höhere maximale Leitfähigkeit auf. Diese Zunahme war nicht proportional zum Zuwachs der Stickstoffkonzentration, sondern wies bei hoher Stickstoffkonzentration eine Tendenz zur Sättigung auf.

Ohne Korrektur des Einflusses der Stickstoffkonzentration wiesen beide CO_2 -Varianten gleiche maximale Stomatakonduktanzen pro Blattfläche auf (Tabelle 5.18 auf Seite 150). Nach einer Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentration wiesen die Blätter aus 1000 ppmV CO_2 eine signifikant größere maximale Leitfähigkeit auf als die Blätter aus 360 ppmV, was den Eindruck bestätigt, den Abbildung 5.33 vermittelt.

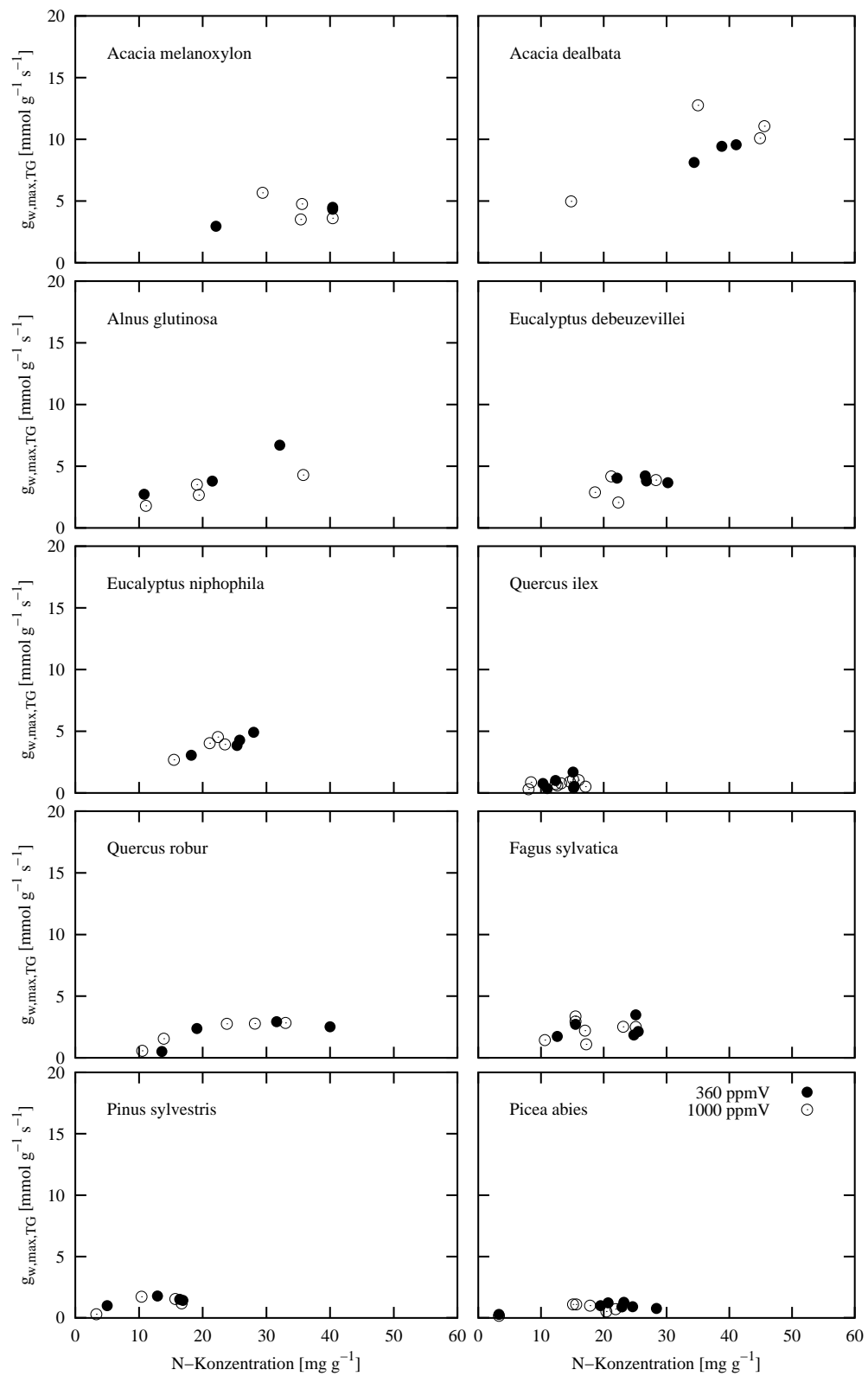


Abbildung 5.34: Maximale Stomatakonduktanz für Wasserdampf pro Trockengewicht ($g_{w,max,TG}$). Übersicht über die einzelnen Arten. Verglichen werden Messungen an Pflanzen aus verschiedenen CO₂-Konzentrationen. 360 ppmV: dunkle Symbole; 1000 ppmV: helle Symbole.

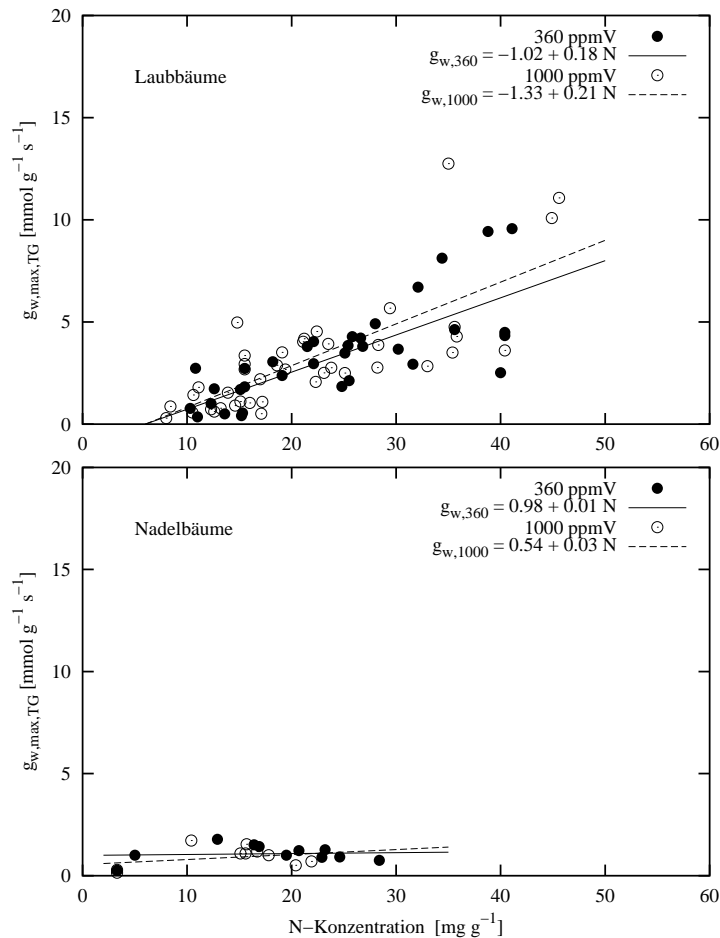


Abbildung 5.35: Maximale Stomatakonduktanz für Wasserdampf pro Trockengewicht ($g_{w,max,TG}$). Übersicht über die Messungen an Laub- und Nadelbäumen.

Maximale Stomatakonduktanz pro Trockengewicht: $g_{w,max,TG}$

In Abbildung 5.34 ist zu erkennen, daß die meisten Arten der Laubbäume (inkl. Fixierer) mit steigender Stickstoffkonzentration steigende maximale Stomatakonduktanzen aufwiesen. Die Nadelbäume wiesen bei allen Stickstoffkonzentrationen ähnliche, im Verhältnis zu den Laubbäumen geringe Stomatakonduktanzen auf.

In der Übersicht aller Arten (Abbildung 5.34) nahm die stomatäre Leitfähigkeit der Laubbäume im Mittel proportional mit der Stickstoffkonzentration der Blätter zu. Die Punktwolke der Daten gabelt sich bei Stickstoffkonzentrationen über $30\ mg\ g^{-1}$. Die hohen Konduktanzen stammen von Messungen an *Acacia dealbata*, die im Gegensatz zu den anderen Bäumen feine Fiederblätter hatte. Die Nadelbäume erreichten nur geringe maximale Leitfähigkeiten, wobei kein Einfluß der Stickstoffkonzentration zu erkennen war.

Die maximale Stomatakonduktanz pro Trockengewicht war bei Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration gegenüber aktueller CO_2 -Konzentration signifikant verringert, wenn man die induzierte Änderung der Stickstoffkonzentration außer Acht läßt. Nach Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen war der Einfluß der CO_2 -Konzentration auf die maximale Stomatakonduktanz gering und nicht signifikant (Tabelle 5.18).

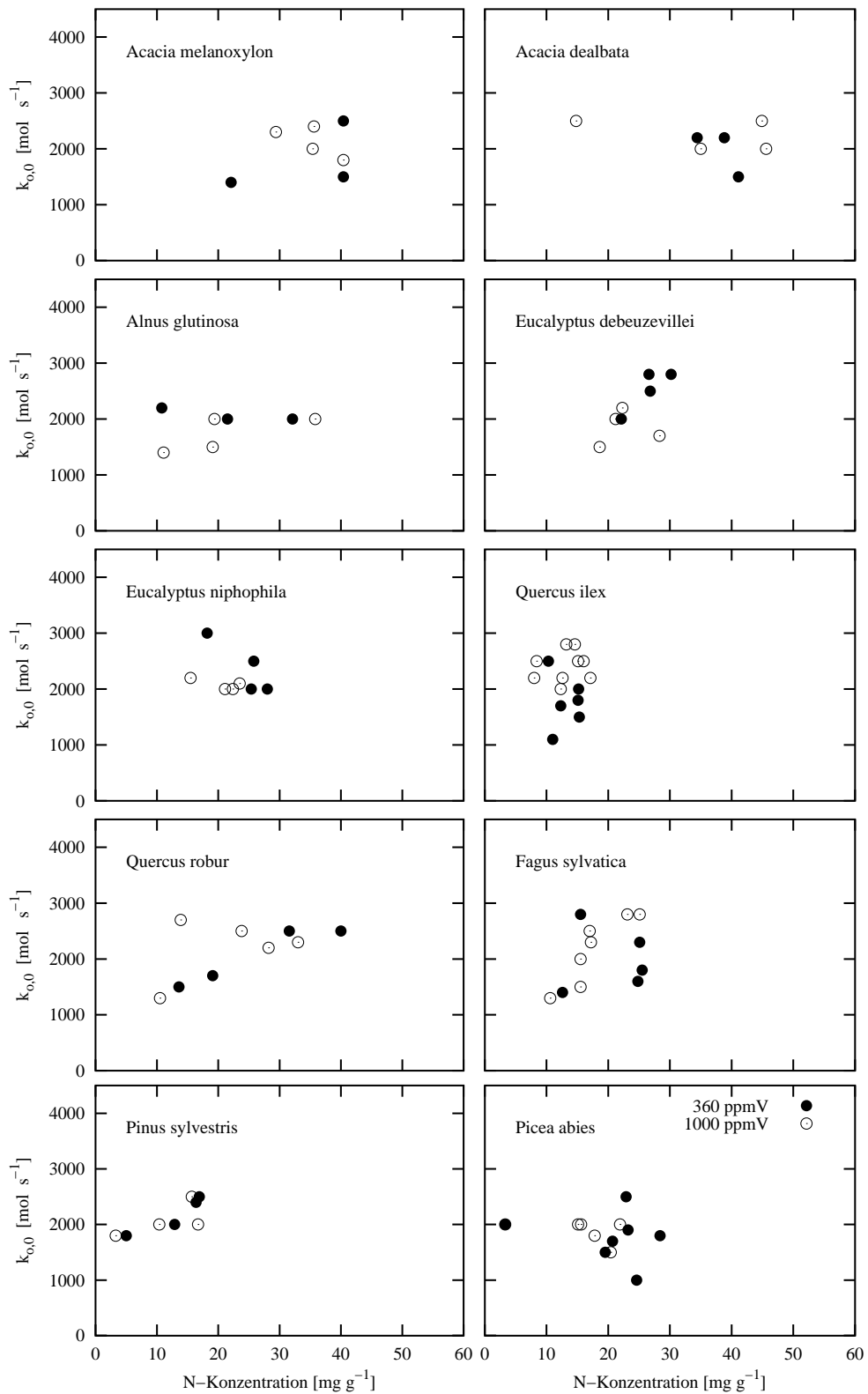


Abbildung 5.36: Maximale Pumprate ($k_{o,0}$) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter. Übersicht über die einzelnen Arten.

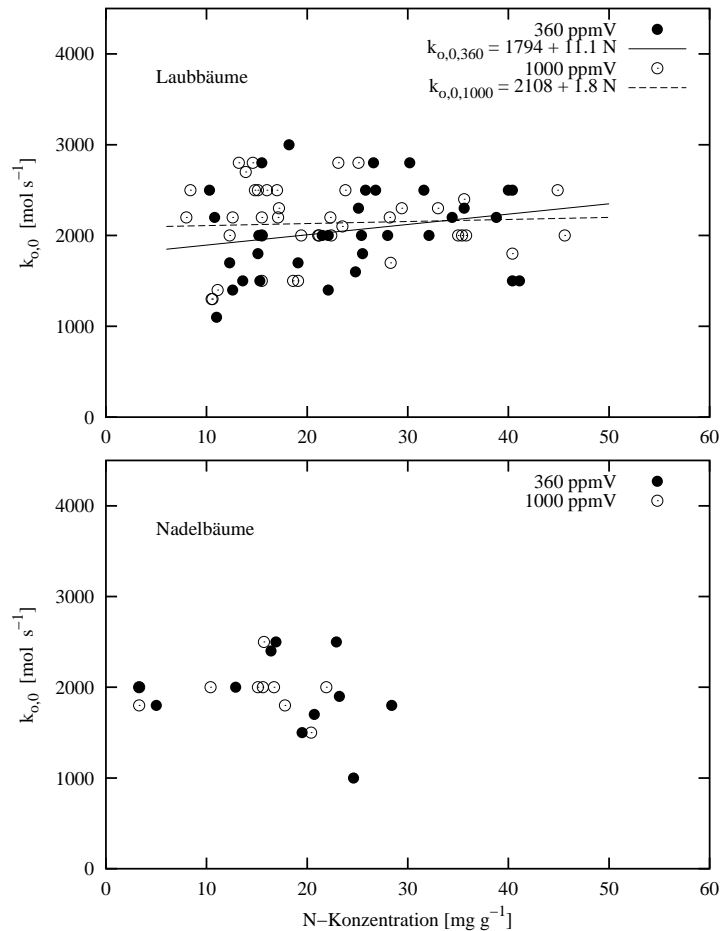


Abbildung 5.37: Maximale Pumprate ($k_{o,0}$) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter. Die Ergebnisse aus Messungen an Laubbäumen im Phytotron sind in der oberen Graphik dargestellt, unten die Ergebnisse aus Messungen an Nadelbäumen.

Maximale Pumprate

Die Ergebnisse für die maximalen Pumpraten ($k_{o,0}$) aus der Anpassung des Modells an die Messungen sind in Abbildung 5.36 und 5.37 wiedergegeben. In der oberen Graphik der Abbildung 5.37 die Ergebnisse für die Laubbäume, in der unteren für die Nadelbäume.

Die Darstellung der Ergebnisse für die einzelnen Arten in Abbildung 5.36 zeigt, daß die ermittelten maximalen Pumpraten innerhalb der einzelnen Arten so stark streuten, daß sich kein Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Pumprate erkennen läßt.

In der Zusammenfassung aller Arten in Abbildung 5.37 zeigt sich die weite Streuung der Daten, wobei die maximale Pumprate für alle Messungen zwischen 1000 und 3000 mol/s lag und kein Unterschied bei verschiedenen Stickstoffkonzentrationen zu erkennen war. Ein Einfluß der CO_2 -Konzentration der Exposition ist weder in der Abbildung 5.37, noch nach der statistischen Auswertung in Tabelle 5.18 zu erkennen.

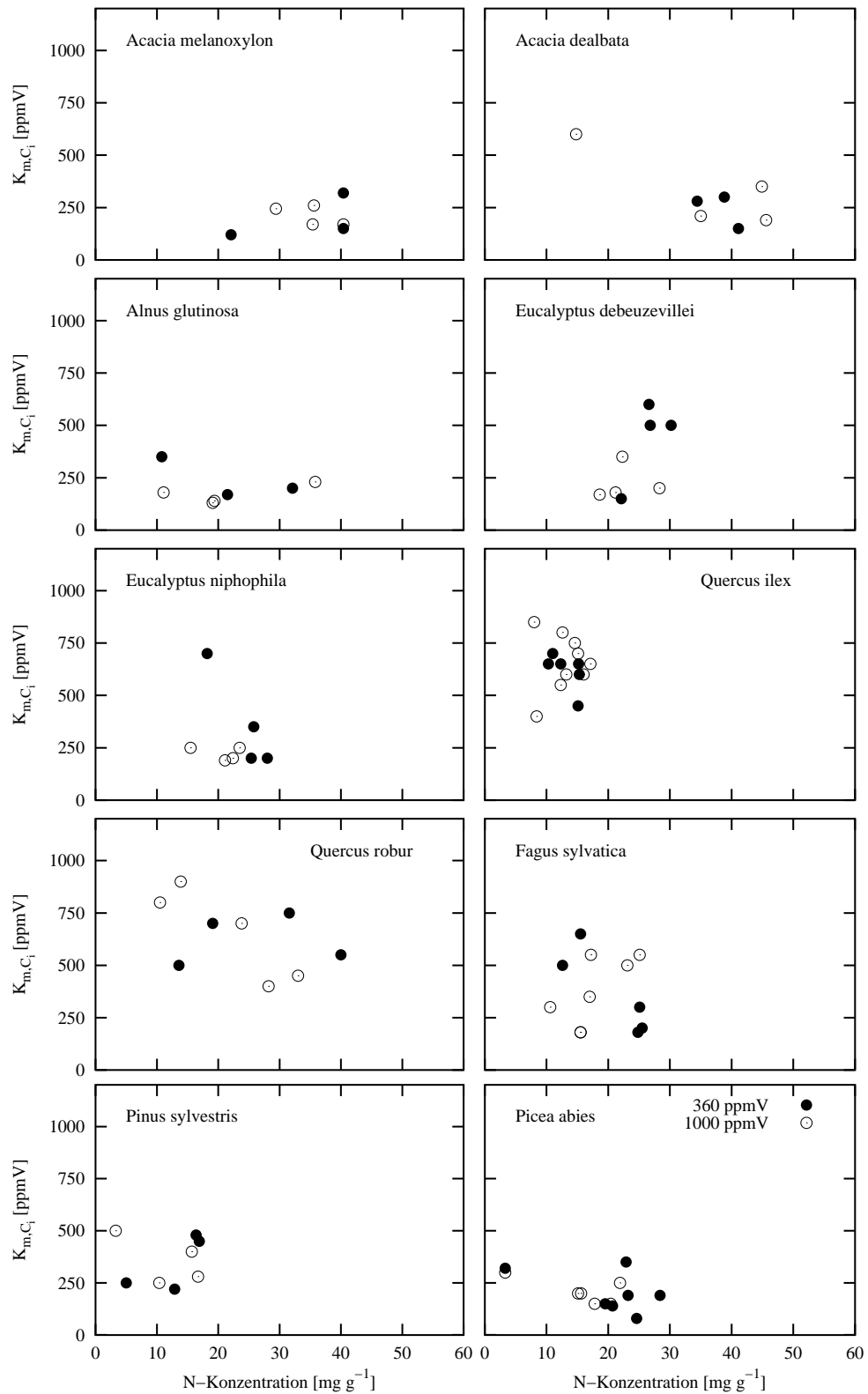


Abbildung 5.38: CO₂-Empfindlichkeit der Leckkonduktanz (K_{m,C_i}) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter. Übersicht über die einzelnen Arten.

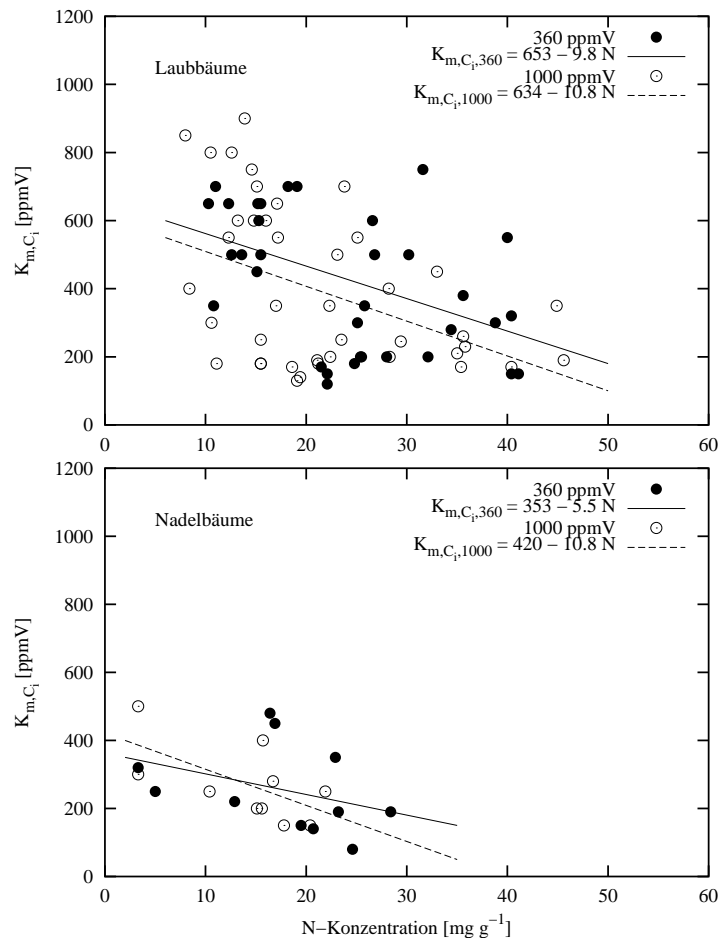


Abbildung 5.39: CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkonduktanz (K_{m,C_i}) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter. Die Ergebnisse aus Messungen an Laubbäumen im Phytotron sind in der oberen Graphik dargestellt, unten die Ergebnisse aus Messungen an Nadelbäumen.

CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkonduktanz: K_{m,C_i}

In Abbildung 5.38 ist die CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkonduktanz in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration für die einzelnen Arten dargestellt. Die typischen Werte für K_{m,C_i} unterscheiden sich zwischen den einzelnen Arten. Innerhalb der einzelnen Arten ist jedoch weder ein Einfluß der Stickstoffkonzentration, noch der CO_2 -Konzentration der Atmosphäre zu erkennen.

In der Übersicht aller Arten in Abbildung 5.39 wies K_{m,C_i} im Mittel mit steigender Stickstoffkonzentration im Blatt geringere Werte auf. Diese Tendenz trat sowohl bei Laubbäumen als auch bei Nadelbäumen auf.

Die Laubbäume aus erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen bei gleicher Stickstoffkonzentration geringere CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkonduktanz auf als die Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration. Die statistische Auswertung der CO_2 Response-Faktoren in Tabelle 5.18 bestätigen den Eindruck aus Abbildung 5.39: die Tendenz die Stomata bei steigender Konzentration der interzellulären CO_2 -Konzentration zu schließen war bei Blättern aus erhöhter CO_2 -Konzentration weniger stark ausgeprägt als bei Blättern aus aktueller CO_2 -Konzentration, wobei der Effekt auf Grund der Streuung nicht signifikant war.

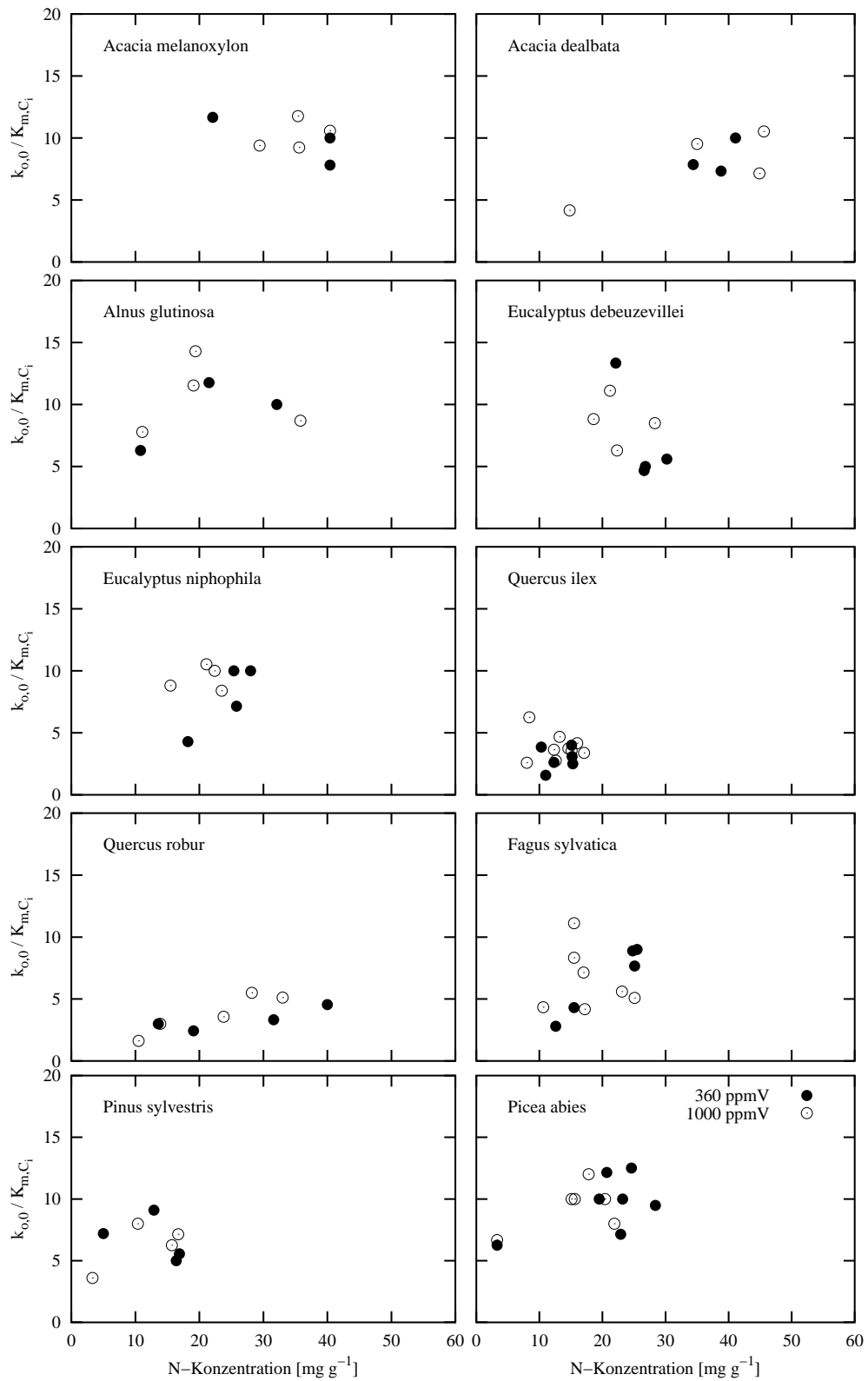


Abbildung 5.40: Verhältnis von Pumprate ($k_{o,0}$) zu CO₂-Empfindlichkeit der Leckkonduktanz (K_{m,C_i}) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter. Übersicht über die einzelnen Arten.

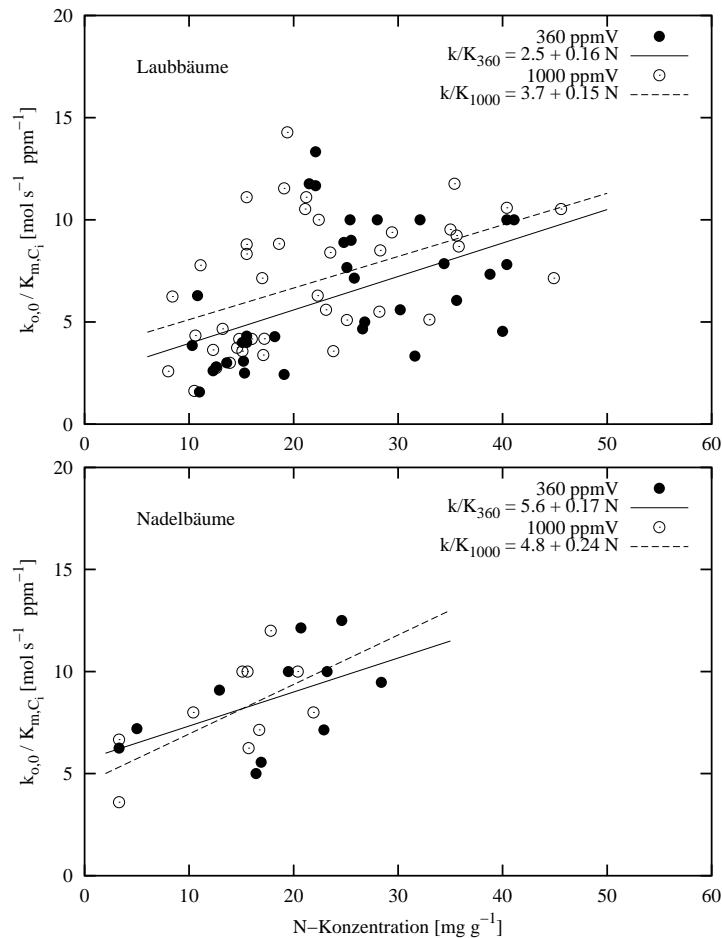


Abbildung 5.41: Verhältnis von Pumprate ($k_{o,0}$) zu CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkonduktanz (K_{m,C_i}) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter.

Verhältnis von Pumprate zu CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkonduktanz

Da die Parameter für Pumprate und Leckkonduktanz im Modell antagonistisch wirken, habe ich das Verhältnis der beiden zueinander berechnet. Die Werte des Quotienten von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} unterschieden sich zwischen den Arten (Abbildung 5.40). Innerhalb der einzelnen Arten ist weder ein Einfluß der Stickstoffkonzentration noch der CO_2 -Konzentration der Atmosphäre zu erkennen.

In der Zusammenfassung der Messungen (Abbildung 5.41) stieg das Verhältnis von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} mit steigender Stickstoffkonzentration im Gewebe. Die Streuung fiel geringer aus als bei getrennter Betrachtung beider Parameter. Dies galt sowohl für die Messungen an Laubbäumen als auch für die an Nadelbäumen.

Der Vergleich der CO_2 -Varianten in Abbildung 5.41 zeigt, daß Laubbäume aus erhöhter CO_2 -Konzentration bei gleicher Stickstoffkonzentration ein deutlich größeres Verhältnis von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} aufwiesen als die Bäume aus aktueller CO_2 -Konzentration. Für Nadelbäume ist kein einheitlicher Einfluß der CO_2 -Konzentration zu erkennen, da sich die Ausgleichsgeraden wiederum im Zentrum der Datenpunkte schneiden.

Die CO_2 Response-Faktoren für alle Arten in Tabelle 5.18 bestätigen den Eindruck, daß

Tabelle 5.18: Mittelwerte für Parameter des Stomatamodells von Pflanzen aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration (1000 ppmV), daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (r_{CO_2}). In der oberen Hälfte der Tabelle unkorrigierte Ergebnisse, in der unteren Hälfte die um die durch erhöhtes CO₂ induzierten Unterschiede der Stickstoffkonzentration korrigierten Ergebnisse. k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, $g_{w,max,AL\text{EAF}}$ maximale Stomatakonduktanz pro Blattfläche ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $g_{w,max,TG}$ maximale Stomatakonduktanz pro Trockengewicht ($\text{mmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$), $k_{o,0}$ maximale Pumphrate (mol s^{-1}), K_{m,C_i} CO₂-Empfindlichkeit der Leckkonduktanz (ppmV), N0 bis N25 die Düngestufen, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

		aktuell						erhöht						r_{CO_2}			
	k	$g_{w,max,AL\text{EAF}}$	$g_{w,max,TG}$	$k_{o,0}$	K_{m,C_i}	$k_{o,0}/K_{m,C_i}$	$g_{w,max,AL\text{EAF}}$	$g_{w,max,TG}$	$k_{o,0}$	K_{m,C_i}	$k_{o,0}/K_{m,C_i}$	$g_{w,max,AL\text{EAF}}$	$g_{w,max,TG}$	$k_{o,0}$	K_{m,C_i}	$k_{o,0}/K_{m,C_i}$	
unkorrigiert																	
N0	9	0.15	2.03	1944	478	4.89	0.15	1.59	1800	402	6.17	1.00	0.76	0.94	0.78	1.22	
N1	9	0.24	3.53	2044	343	7.95	0.30	4.15	2056	324	8.11	1.06	0.99	1.00	0.92	1.09	
N5	10	0.26	3.82	2170	405	6.46	0.25	3.42	2310	382	7.66	0.97	0.89	1.07	0.91	1.18	
N25	8	0.27	3.94	2187	351	7.17	0.23	3.45	2150	356	6.82	0.79	0.74	1.00	1.06	0.94	
\mathcal{M}	36											0.90	*0.84	1.01	0.91	1.11	
korrigiert																	
N0	9	0.27	2.82	2013	366	6.07	0.37	2.38	1878	285	7.86	*1.37	0.85	0.95	0.73	1.29	
N1	9	0.32	4.29	2092	284	9.16	0.36	4.79	2107	262	9.34	1.11	1.00	1.00	0.92	1.09	
N5	10	0.27	3.77	2182	385	6.63	0.30	3.65	2346	340	8.50	1.12	0.98	1.08	0.85	1.25	
N25	8	0.26	3.84	2194	358	7.32	0.25	3.32	2172	328	7.13	0.90	0.81	1.01	1.00	0.99	
\mathcal{M}	36											1.12	0.91	1.01	0.87	*1.16	

das Verhältnis von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} bei Pflanzen, die unter erhöhtem CO₂ gewachsen waren größer war als bei den Vergleichspflanzen. Nach Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen der CO₂-Varianten war der Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf das Verhältnis von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} signifikant.

Zusammenfassung und Beispiele

Der langfristige Einfluß verschiedener CO₂-Konzentrationen auf die maximale Stomatakonduktanz und die Reaktion der Stomatakonduktanz auf die interzelluläre CO₂-Konzentration (C_i) wurde an folgenden Arten untersucht: *Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata*, *Alnus glutinosa*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Quercus ilex*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris* und *Picea abies*.

Die maximale Stomatakonduktanz pro Blattfläche ($g_{w,max,AL\text{EAF}}$) nahm im Mittel der

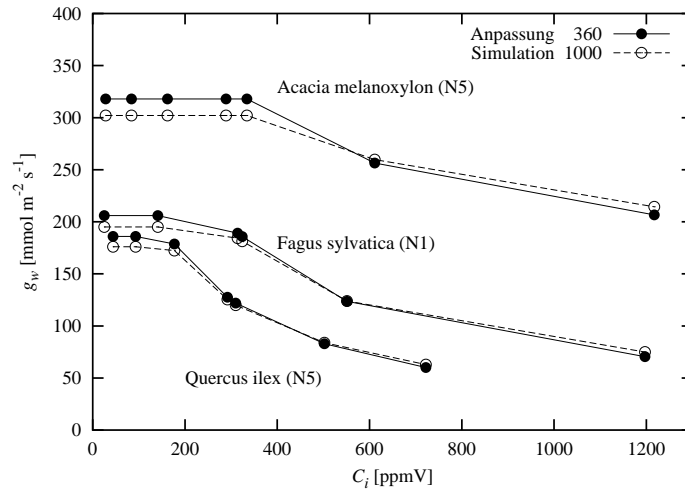


Abbildung 5.42: Simulation des Einflusses von Wachstum in erhöhter CO_2 -Konzentration auf die Stomatakonzuktanz für Wasserdampf am Beispiel verschiedener Arten. Das Stomatamodell wurde an Messungen an *Acacia melanoxylon*, *Fagus sylvatica* und *Quercus ilex* aus aktueller CO_2 -Konzentration angepaßt. Im Anschluß wurden die Werte für die maximale Stomatakonzuktanz und das Verhältnis von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} entsprechend der mittleren CO_2 Response-Faktoren aus Tabelle 5.18 verändert. Hierbei habe ich die nicht-stickstoffkorrigierten Werte angenommen, da die Pflanzen bei Wachstum in erhöhtem CO_2 und ansonsten gleichen Umweltbedingungen geringere Stickstoffkonzentrationen aufwiesen. Die geringere maximale Stomatakonzuktanz des Modells für die 1000 ppmV Pflanzen wird durch die geringere Sensitivität der Stomata gegenüber C_i mit steigender CO_2 -Konzentration vollständig ausgeglichen.

Laubbäume mit zunehmender Stickstoffkonzentration der Blätter zu, mit leicht sättigender Tendenz. Da die spezifische Blattfläche ebenso mit zunehmender Stickstoffkonzentration zunahm, war die maximale Leitfähigkeit pro Trockengewicht ($g_{w,max,TG}$) proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter.

Die erhöhte CO_2 -Konzentration hatte keinen signifikanten Einfluß auf $g_{w,max,ALEAF}$: im direkten Vergleich war $g_{w,max,ALEAF}$ in den Blättern aus erhöhtem CO_2 gegenüber den Varianten aus aktueller CO_2 -Konzentration leicht verringert, nach Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen leicht erhöht.

Die maximale Stomatakonzuktanz pro Trockengewicht ($g_{w,max,TG}$) war bei Blättern aus erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant verringert gegenüber den Blättern aus aktueller CO_2 -Konzentration. Dieser Einfluß der CO_2 -Konzentration war zu einem großen Teil durch den Einfluß auf die Stickstoffkonzentration verursacht. Nach Korrektur der verschiedenen Stickstoffkonzentrationen der CO_2 -Varianten war der Unterschied von $g_{w,max,TG}$ geringer.

Die maximale Pumprate der Ionenpumpen ($k_{o,0}$) wies weder einen Zusammenhang mit der Stickstoffkonzentration der Blätter auf, noch war ein Unterschied zwischen den Arten oder ein Einfluß der CO_2 -Konzentration der Exposition zu erkennen.

Die CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkonzuktanz der Ionenkanäle (K_{m,C_i}) zeigte zwischen den einzelnen Arten deutliche Unterschiede. Die Nadelbäume wiesen bei gleichen Stickstoffkonzentrationen geringere Werte für K_{m,C_i} auf als die Laubbäume. Innerhalb der einzelnen Arten war keine Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und K_{m,C_i} festzustellen. In der Zusammenfassung aller Messungen nahm K_{m,C_i} sowohl bei den Laubbäumen als auch bei den Nadelbäumen mit steigender Stickstoffkonzentration zu. Die Pflanzen aus erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen bei gleichen Stickstoffkonzentrationen geringere Werte

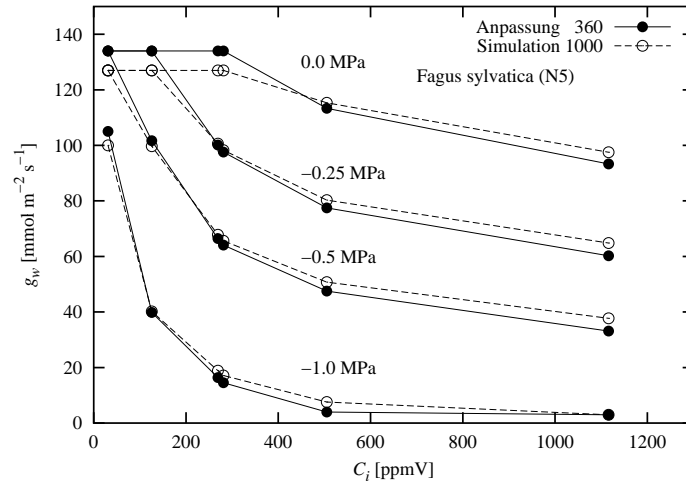


Abbildung 5.43: Simulation des Einflusses von Wachstum in erhöhter CO_2 -Konzentration auf die Stomatakonduktanz für Wasserdampf bei verschiedenem Bodenwasserpotential. Das Stomatamodell wurde an eine Messung an *Fagus sylvatica* angepaßt (bei aktueller CO_2 -Konzentration gewachsen, Düngestufe N5, angenommenes Wasserpotential 0.1 MPa). Im Anschluß wurden die Werte für die maximale Stomatakonduktanz und das Verhältnis von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} entsprechend der mittleren CO_2 Response-Faktoren aus Tabelle 5.18 verändert. Hierbei habe ich die nicht-stickstoffkorrigierten Werte angenommen, da die Pflanzen bei Wachstum in erhöhtem CO_2 und ansonsten gleichen Umweltbedingungen geringere Stickstoffkonzentrationen aufwiesen. Danach habe ich den Parameter für das Bodenwasserpotential auf 0.0, -0.25, -0.5 und -1.0 MPa gesetzt. Die geringere maximale Stomatakonduktanz des Modells für die 1000 ppmV Pflanze wird durch die geringere Sensitivität der Stomata gegenüber (C_i) mit steigender CO_2 -Konzentration vollständig ausgeglichen.

für K_{m,C_i} auf, allerdings war der Unterschied nicht signifikant. Der Unterschied war überwiegend auf die Laubbäume zurückzuführen. Bei den Nadelbäumen war kein durchgängiger Unterschied zwischen den CO_2 -Varianten zu erkennen.

Das Verhältnis von maximaler Pumprate zu CO_2 -Empfindlichkeit der Leckkonduktanz nahm mit zunehmender Stickstoffkonzentration der Blätter zu. Die Streuung der Daten war im Vergleich zu den separat ausgewerteten Parametern geringer. Der Einfluß der CO_2 -Konzentration blieb erhalten: die Bäume aus erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen ein höheres Verhältnis von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} auf als die Bäume aus aktueller CO_2 -Konzentration. Nach der Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen war dieser Einfluß der erhöhten Wachstums- CO_2 -Konzentration der Atmosphäre signifikant. Der Unterschied war wiederum überwiegend auf die Laubbäume zurückzuführen.

In Abbildung 5.42 und 5.43 sind die Auswirkungen des Einflusses der erhöhten CO_2 -Konzentration während des Wachstums auf die maximale Stomatakonduktanz und die Reaktion der Stomata gegenüber der interzellulären CO_2 -Konzentration anhand von Beispielen dargestellt.

Das Modell wurde an Messungen angepaßt, die an Pflanzen durchgeführt worden waren, die unter aktueller CO_2 -Konzentration gewachsen sind. Anschließend wurden die Parameter maximale Stomatakonduktanz, maximale Pumprate und CO_2 -Sensitivität der Leckkonduktanz entsprechend dem mittleren Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentration verändert. Hierbei habe ich die nicht um die Stickstoffkonzentration korrigierten CO_2 -Response Faktoren zugrunde gelegt: Reduktion der maximalen Stomatakonduktanz pro Blattfläche um 10%, Anhebung des Verhältnisses von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} um 11%, wobei ich nur die Werte von K_{m,C_i} verändert habe.

In Abbildung 5.42 ist das Ergebnis am Beispiel von drei Messungen an drei Blättern von drei verschiedenen Arten dargestellt. In Abbildung 5.43 habe ich den Parameter für das Wasserpotential im Boden variiert.

Bei geringen Konzentrationen von C_i bestimmt die maximale Stomatakonduktanz die berechnete Stomatakonduktanz, da sich die Stomata im Modell unter diesen Bedingungen maximal öffnen, mit Ausnahme der Simulation mit Wasserpotential -1.0 MPa. Daher weist das Modell bei geringem C_i für Pflanzen aus erhöhter CO_2 -Konzentration geringere Stomatakonduktanzen auf als für Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration.

Sobald sich die Stomata in Reaktion auf C_i schliessen kompensiert die geringere CO_2 -Sensitivität der Leckkonduktanz der Ionenkanäle der Pflanzen aus erhöhter CO_2 -Konzentration ihre geringere maximale Stomatakonduktanz. Bei hohen CO_2 -Konzentrationen kommt es zu einer Überkompensation, so daß die Stomatakonduktanz der Pflanzen, die in erhöhtem CO_2 gewachsen waren in sehr hohen CO_2 -Konzentrationen etwas größer ist als die Stomatakonduktanz der Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration.

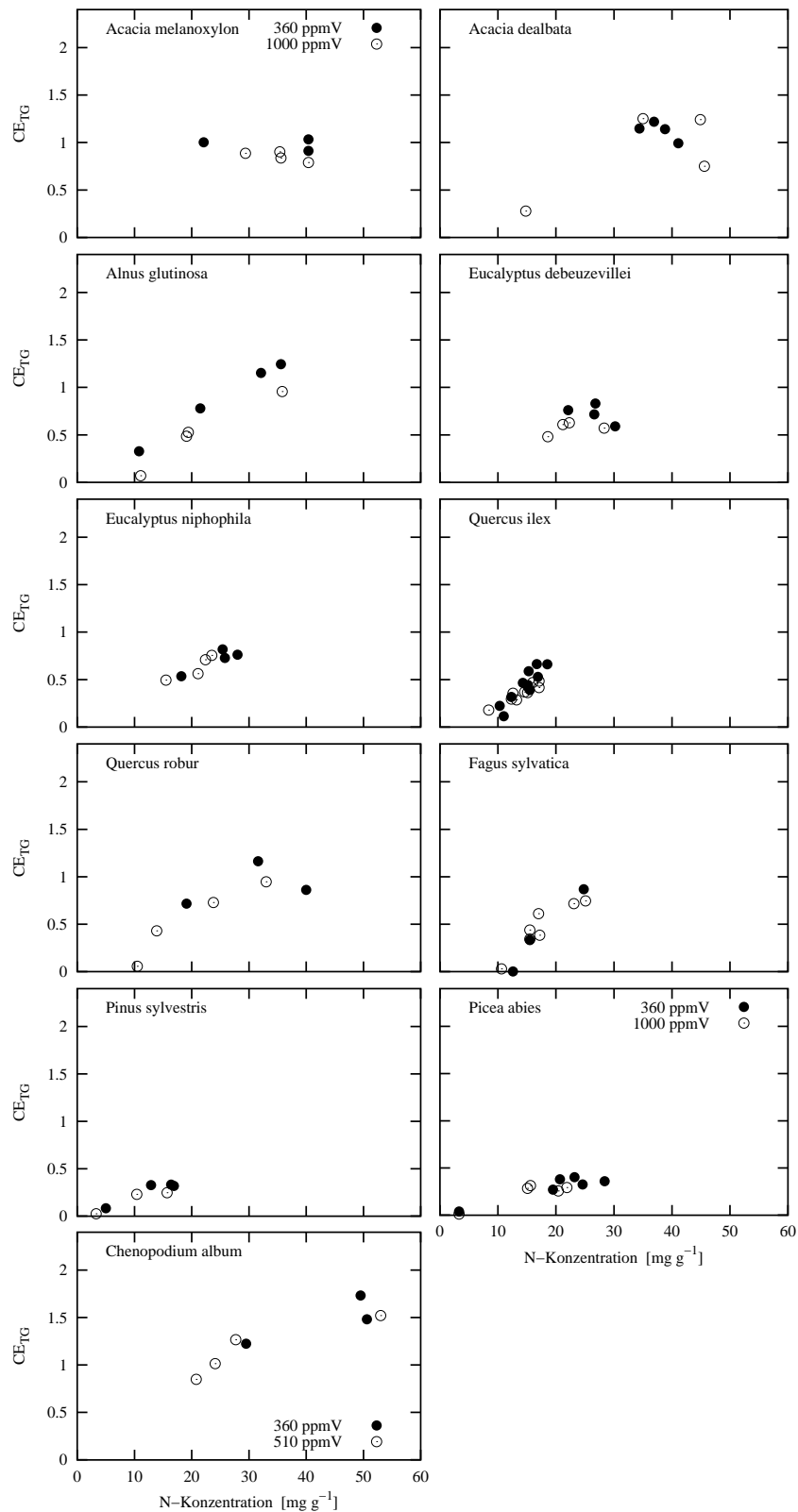


Abbildung 5.44: Carboxylierungseffizienz bezogen auf Trockengewicht (CE_{TG} ; $\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1} \text{ppmV}^{-1}$) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration im Blatt. Übersicht über verschiedenen Arten.

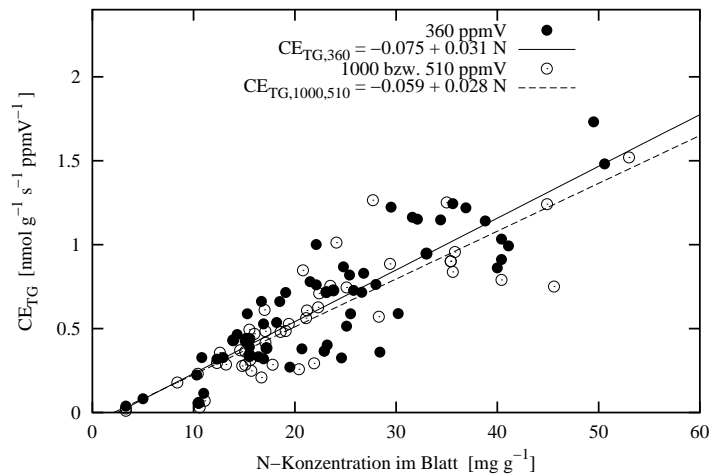


Abbildung 5.45: Carboxylierungseffizienz bezogen auf Trockengewicht (CE_{TG}) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration im Blatt. Übersicht über alle Messungen.

5.2.5 Photosynthese

Die Darstellung der Ergebnisse zum Einfluß von Stickstoffdüngung und CO_2 auf die Photosynthese gliedert sich in vier Teile: zuerst werden die Ergebnisse zur Carboxylierungseffizienz (CE) dargestellt, in Anschluß die Ergebnisse zur maximalen Assimilationsrate (A_{max}), die Ergebnisse zum CO_2 -Kompensationspunkt (Γ_*), abschließend folgt eine Zusammenfassung und Synthese der Ergebnisse.

Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht: CE_{TG}

In Abbildung 5.44 ist die Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht (CE_{TG}) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration für die einzelnen Arten dargestellt. Bei den meisten Arten nahm die Carboxylierungseffizienz mit steigender Stickstoffkonzentration zu. Die Nadelbäume hatten im Vergleich zu den Laubbäumen deutlich geringere Carboxylierungseffizienzen. Ein Einfluß der CO_2 -Konzentration während des Wachstums auf den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Carboxylierungseffizienz ist nur für *Alnus glutinosa* zu erkennen: *Alnus glutinosa*-Pflanzen aus erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen bei gleicher Stickstoffkonzentration eine geringere Carboxylierungseffizienz auf als Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration.

In Abbildung 5.45 ist der Zusammenhang von Carboxylierungseffizienz und Stickstoffkonzentration für alle Messungen aus den Experimenten im Phytotron und FACE-System dargestellt. CE_{TG} war im Mittel über die verschiedenen Pflanzenarten und Expositionsbedingungen hinweg proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter. Ein Einfluß der CO_2 -Konzentration während der Anzucht auf diese Proportionalität läßt sich vor dem Hintergrund der Streuung nicht erkennen, da die angepaßten Kurven fast identisch sind.

Dieser enge Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Carboxylierungseffizienz hat zur Folge, daß Blätter, die unter erhöhter CO_2 -Konzentration gewachsen waren und dadurch geringere Stickstoffkonzentrationen hatten eine deutlich geringere Carboxylierungseffizienz aufwiesen als Blätter, die unter aktueller CO_2 -Konzentration gewachsen waren und daher höhere Stickstoffkonzentration hatten (Tabelle 5.19). Dieser Unterschied wurde durch

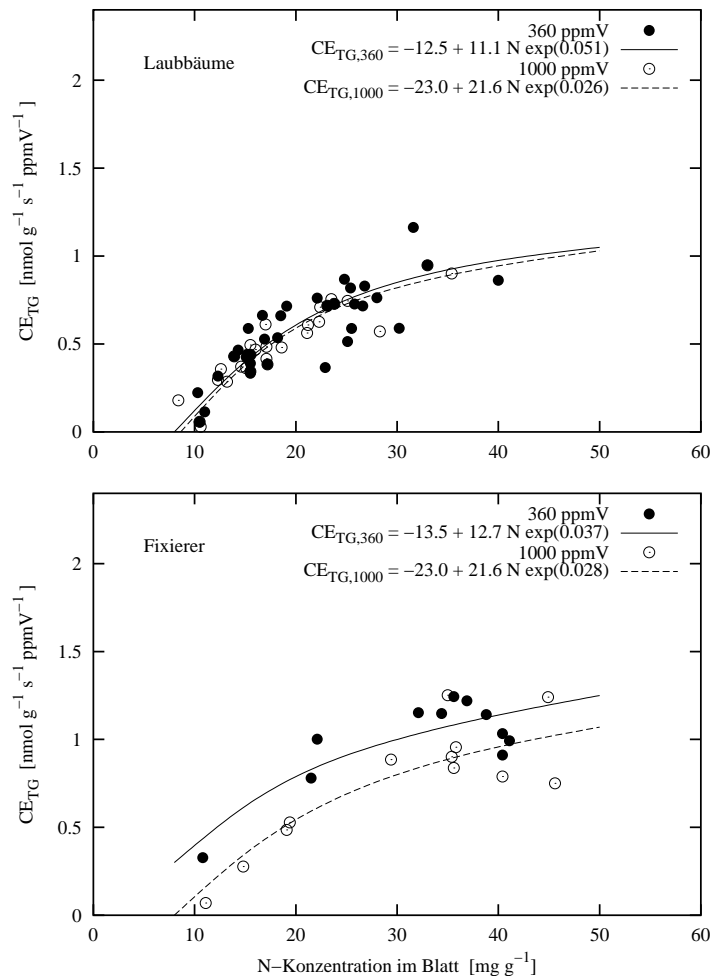


Abbildung 5.46: Carboxylierungseffizienz bezogen auf Trockengewicht (CE_{TG}) als Funktion der Stickstoffkonzentration im Blatt. Dargestellt sind die Ergebnisse für die Artengruppen Laubbäume und Fixierer.

eine Korrektur der Stickstoffkonzentrationen weitgehend aufgehoben: es ergab sich nahezu kein Unterschied der Carboxylierungseffizienz zwischen den CO_2 -Varianten, sofern die unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen berücksichtigt wurden.

Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht: Artengruppen

In Abbildung 5.46 und 5.47 ist der Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht (CE_{TG}) für die Artengruppen der nicht fixierenden Laubbäume, der Fixierer, der Nadelbäume und für *Chenopodium album* dargestellt.

Ein großer Teil der Streuung, die den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Carboxylierungseffizienz bei der gemeinsamen Auswertung aller Arten überlagerte, fiel durch die Trennung in die vier Artengruppen weg. Die Nadelbäume z.B. wiesen bei vergleichbaren Stickstoffkonzentrationen deutlich geringere Carboxylierungseffizienz auf als die drei anderen Artengruppen.

Die Abhängigkeit der Carboxylierungseffizienz vom Stickstoffgehalt innerhalb einer Artengruppe war nicht proportional, sondern erreichte bei steigender Stickstoffkonzentration

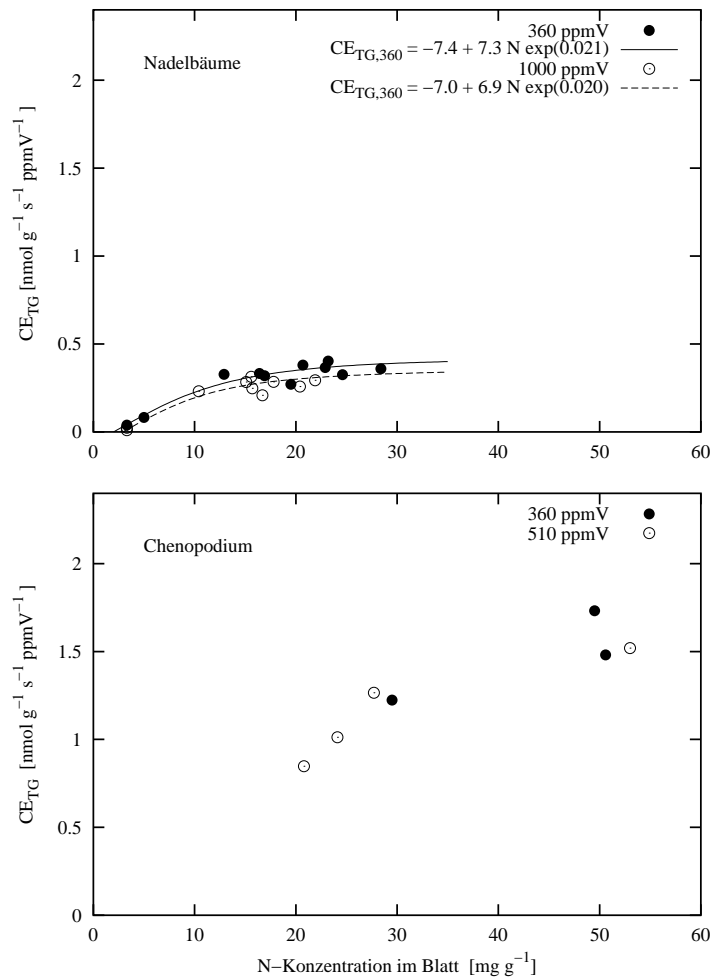


Abbildung 5.47: Carboxylierungseffizienz bezogen auf Trockengewicht (CE_{TG}) als Funktion der Stickstoffkonzentration im Blatt. Dargestellt sind die Ergebnisse für die Artengruppe Nadelbäume und *Chenopodium album*.

tration eine Sättigung. Die maximale Carboxylierungseffizienz lag für die Laubbäume und Fixierer bei $1.5 \text{ nmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ ppmV}^{-1}$, für die Nadelbäume deutlich niedriger ($0.5 \text{ nmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ ppmV}^{-1}$) und für *Chenopodium album* höher ($1.8 \text{ nmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ ppmV}^{-1}$).

Für die Artengruppen Nadelbäume, Laubbäume und *Chenopodium album* ließ sich kein Einfluß der CO_2 -Konzentration während der Anzucht auf die Abhängigkeit der Carboxylierungseffizienz von der Stickstoffkonzentration erkennen. Die Fixierer allerdings wiesen, wenn sie in erhöhter CO_2 -Konzentration gewachsen waren, bei gleicher Stickstoffkonzentration eine geringere Carboxylierungseffizienz auf als Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration.

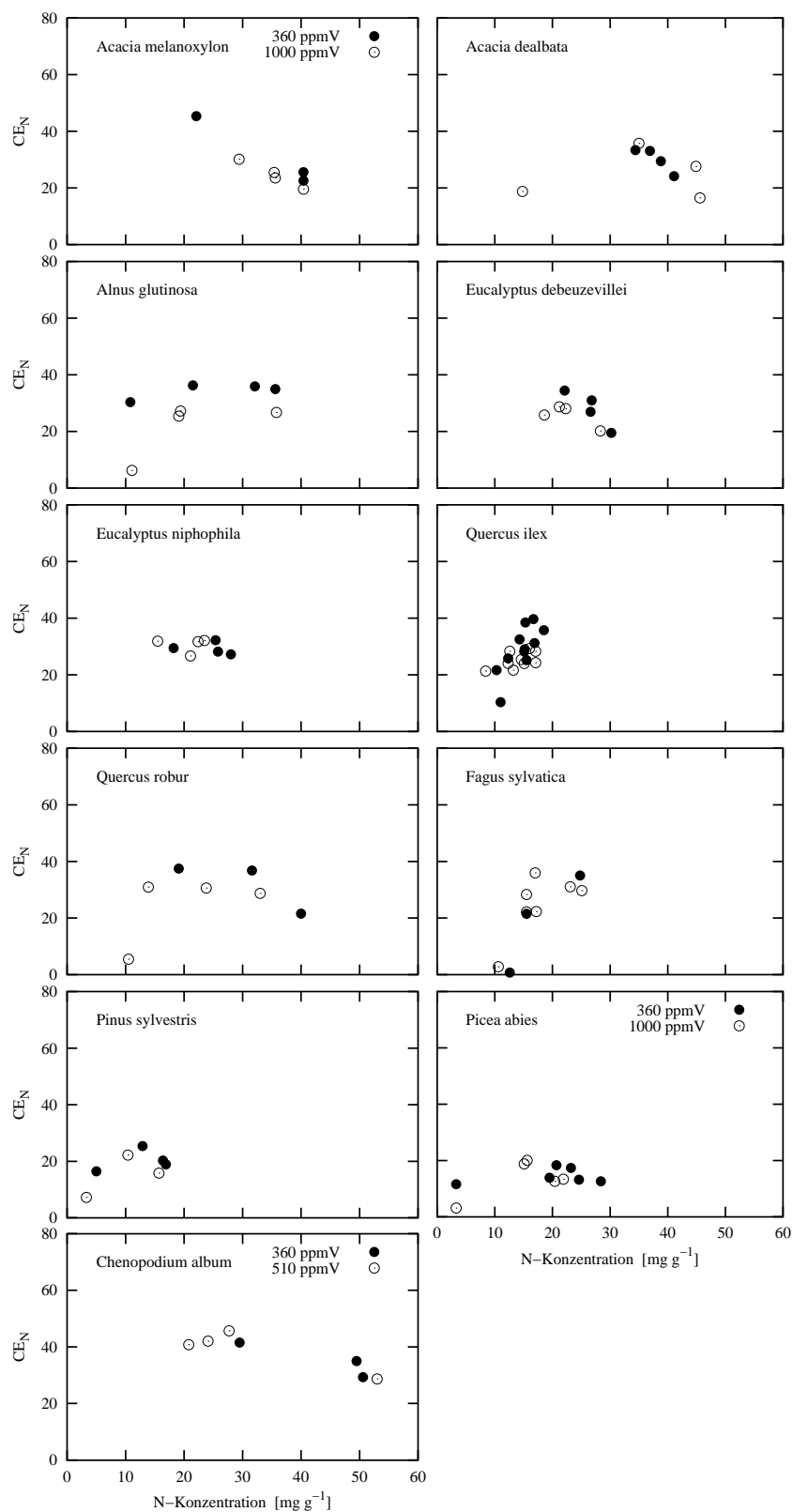


Abbildung 5.48: Carboxylierungseffizienz bezogen auf Stickstoff (CE_N : $\text{nmol g(N)}^{-1} \text{s}^{-1} \text{ppmV}^{-1}$) als Funktion der Stickstoffkonzentration im Blatt: Ergebnisse der Arten.

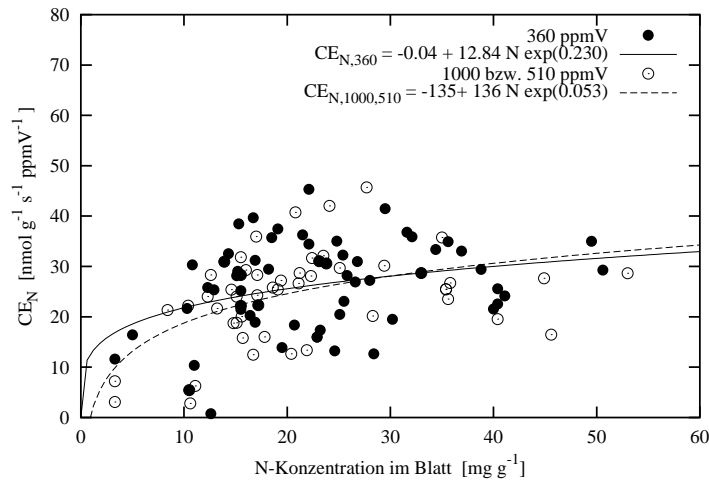


Abbildung 5.49: Carboxylierungseffizienz bezogen auf Stickstoff (CE_N) als Funktion der Stickstoffkonzentration im Blatt: Übersicht über alle Messungen.

Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff: CE_N

In Abbildung 5.48 ist der Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff (CE_N) für die einzelnen Arten dargestellt. Bei den meisten Arten war die Carboxylierungseffizienz bei den verschiedenen Stickstoffkonzentrationen in etwa konstant, wobei die Carboxylierungseffizienz bei den geringsten und den höchsten Stickstoffkonzentrationen vielfach etwas geringer war als bei mittleren Stickstoffkonzentrationen. Die Nadelbäume wiesen im Vergleich zu den Laubbäumen eine etwas geringere Carboxylierungseffizienz auf.

Auf der Basis aller Messungen (Abbildung 5.49) zeigt sich, daß CE_N bei Stickstoffkonzentrationen über 15 mg g^{-1} annähernd konstant war, mit einem mittleren Wert um $30 \text{ nmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ ppmV}^{-1}$. Allerdings streuen die Werte relativ stark, da Messungen an verschiedensten Arten zugrunde liegen. Bei geringer Stickstoffkonzentration im Blatt war CE_N in vielen Fällen wesentlich geringer. Ein Einfluß der CO_2 -Konzentration der Anzucht läßt sich nicht erkennen; die angepaßten Kurven sind fast identisch.

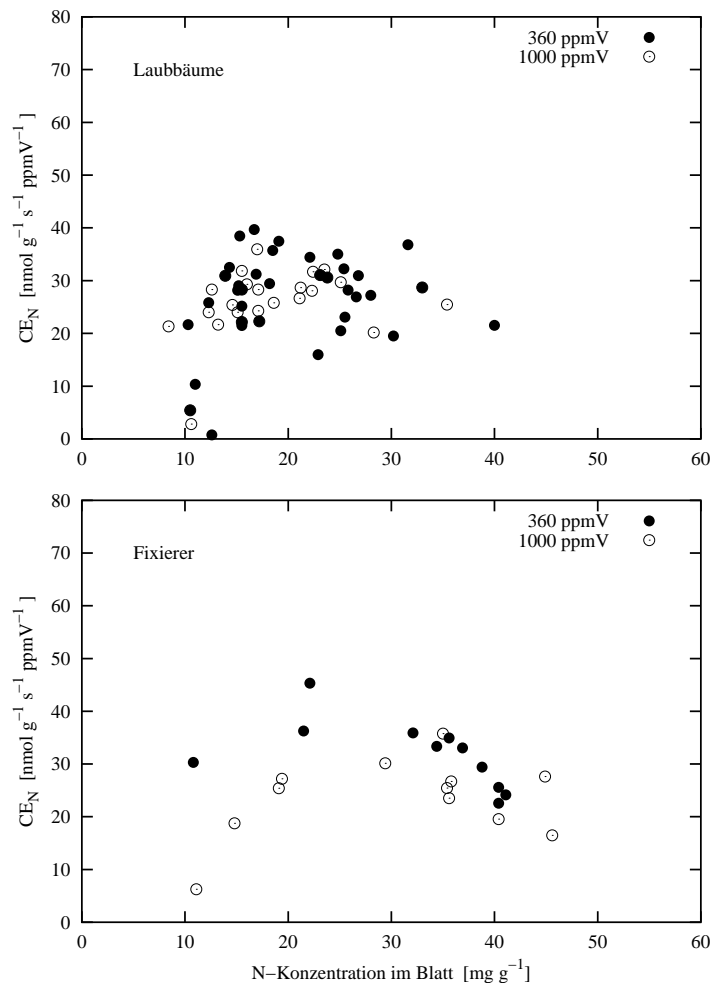


Abbildung 5.50: Carboxylierungseffizienz bezogen auf Stickstoff (CE_N) als Funktion der Stickstoffkonzentration im Blatt: Ergebnisse der Artengruppen Laubbäume und Stickstofffixierer.

Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff: Artengruppen

In Abbildung 5.50 und 5.51 ist der Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff (CE_N) für die Artengruppen der nicht fixierenden Laubbäume, der Fixierer, der Nadelbäume und für *Chenopodium album* dargestellt.

Betrachtet man die verschiedenen Artengruppen, so zeigt sich, daß CE_N innerhalb einer Artengruppe bei mittleren Stickstoffkonzentrationen am größten war und demgegenüber sowohl bei sehr geringen als auch bei sehr hohen Stickstoffkonzentrationen abfiel. Dieser Effekt wurde in der Gesamtübersicht aller Arten in Abbildung 5.49 auf der vorhergehenden Seite verdeckt, trägt aber zur Streuung der Ergebnisse bei.

Außerdem bestätigt er die Beobachtung, daß sich die Carboxylierungseffizienz bezogen auf das Trockengewicht innerhalb einer Artengruppe nicht proportional zur Stickstoffkonzentration verhielt, sondern bei hohen Stickstoffkonzentrationen in eine Sättigung überging.

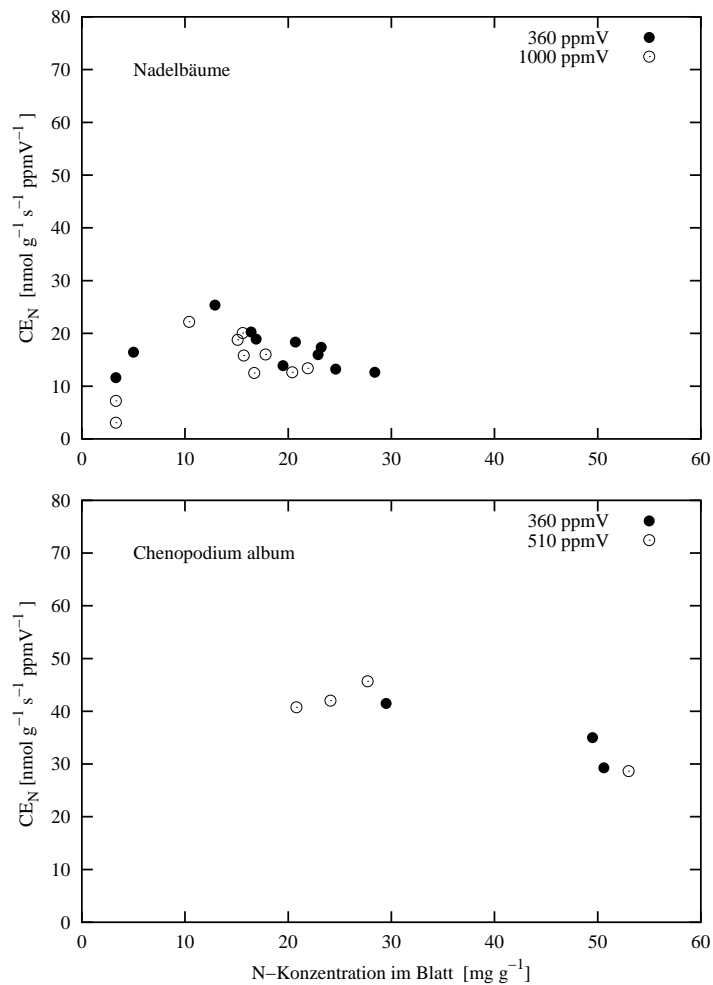


Abbildung 5.51: Carboxylierungseffizienz bezogen auf Stickstoff (CE_N) als Funktion der Stickstoffkonzentration im Blatt: Ergebnisse der Artengruppe Nadelbäume und *Chenopodium album*.

In den Graphiken zu den Artengruppen habe ich auf die Anpassung von Kurven verzichtet. Ein Einfluß der CO_2 -Konzentration der Exposition auf den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und CE_N ist nicht zu erkennen, mit Ausnahme wiederum der Fixierer. Für die Fixierer deutet sich an, daß CE_N bei den Pflanzen, die unter erhöhtem CO_2 gewachsen sind, bei gleicher Stickstoffkonzentration geringer war als bei den Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration.

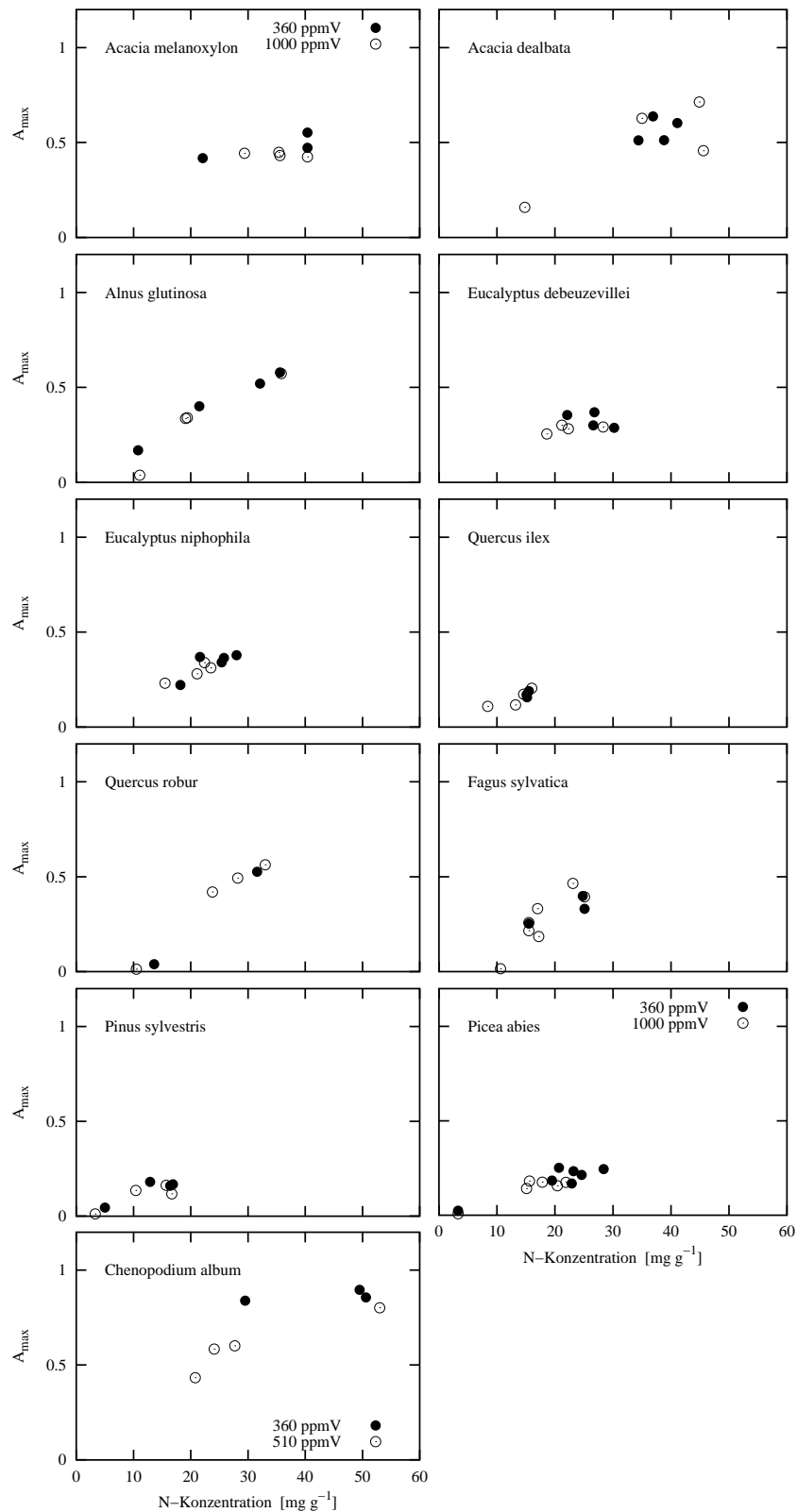


Abbildung 5.52: Maximale Assimilationsrate pro Trockengewicht (A_{max} : $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter (mg g^{-1}). Übersicht über die Ergebnisse der Arten.

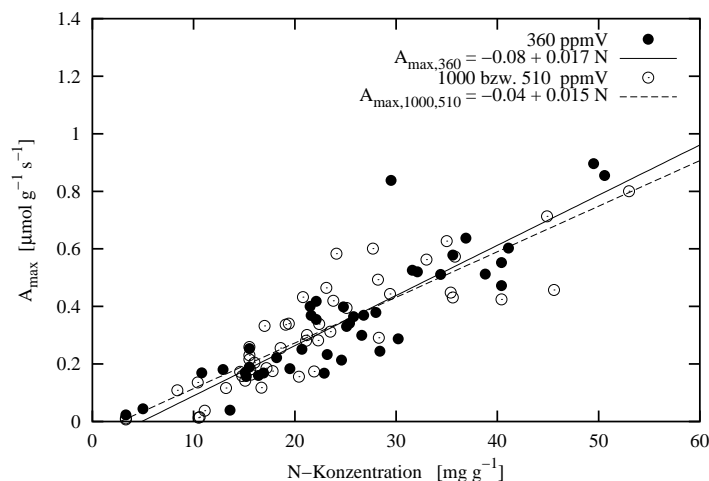


Abbildung 5.53: Maximale Assimilationsrate (A_{max}) als Funktion der Stickstoffkonzentration der Blätter (mg g^{-1}). Übersicht über alle Messungen.

Maximale Assimilationsrate: A_{max}

In Abbildung 5.52 ist für die einzelnen Arten die maximale Assimilationsrate pro Trocken- gewicht (A_{max}) in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration dargestellt. Bei den mei- sten Arten nahm die maximale Assimilationsrate mit steigender Stickstoffkonzentration zu. Wie bei der Carboxylierungseffizienz scheint auch bei der maximalen Assimilationsrate in- nerhalb der einzelnen Arten bzw. Artengruppen keine durchgehende Proportionalität zur Stickstoffkonzentration zu bestehen. Es deutet sich ein Sättigung bei hohen Stickstoffkon- zentrationen an. Die Nadelbäume wiesen im Vergleich zu den Laubbäumen deutlich gerin- gere maximale Assimilationsraten auf.

Abbildung 5.53 stellt den Zusammenhang von maximaler Assimilationsrate und Stickstoff- konzentration für alle Messungen aus den Experimenten im Phytotron und FACE-System dar. Sie zeigt, daß A_{max} im Mittel über alle verschiedenen Pflanzenarten und Exposi- tions- bedingungen hinweg proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter war. Ein Einfluß auf diese Proportionalität durch die CO_2 -Konzentration während der Anzucht läßt sich vor dem Hintergrund der Streuung nicht erkennen, da die angepaßten Kurven fast identisch sind.

Dieser enge Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und maximaler Assimilationsra- te hat zur Folge, daß Blätter, die unter erhöhter CO_2 -Konzentration gewachsen sind und dadurch eine geringere Stickstoffkonzentration hatten, signifikant geringere maximale As- similationsraten aufwiesen als Blätter, die unter aktueller CO_2 -Konzentration gewachsenen waren und daher höhere Stickstoffkonzentrationen hatten (Tabelle 5.19).

Der Unterschied der maximalen Assimilationsraten zwischen den CO_2 -Varianten wurde durch eine Korrektur der Stickstoffkonzentrationen weitgehend aufgehoben: es resultierte nahezu kein Unterschied der maximalen Assimilationsrate zwischen den CO_2 -Varianten, sofern die unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen berücksichtigt werden.

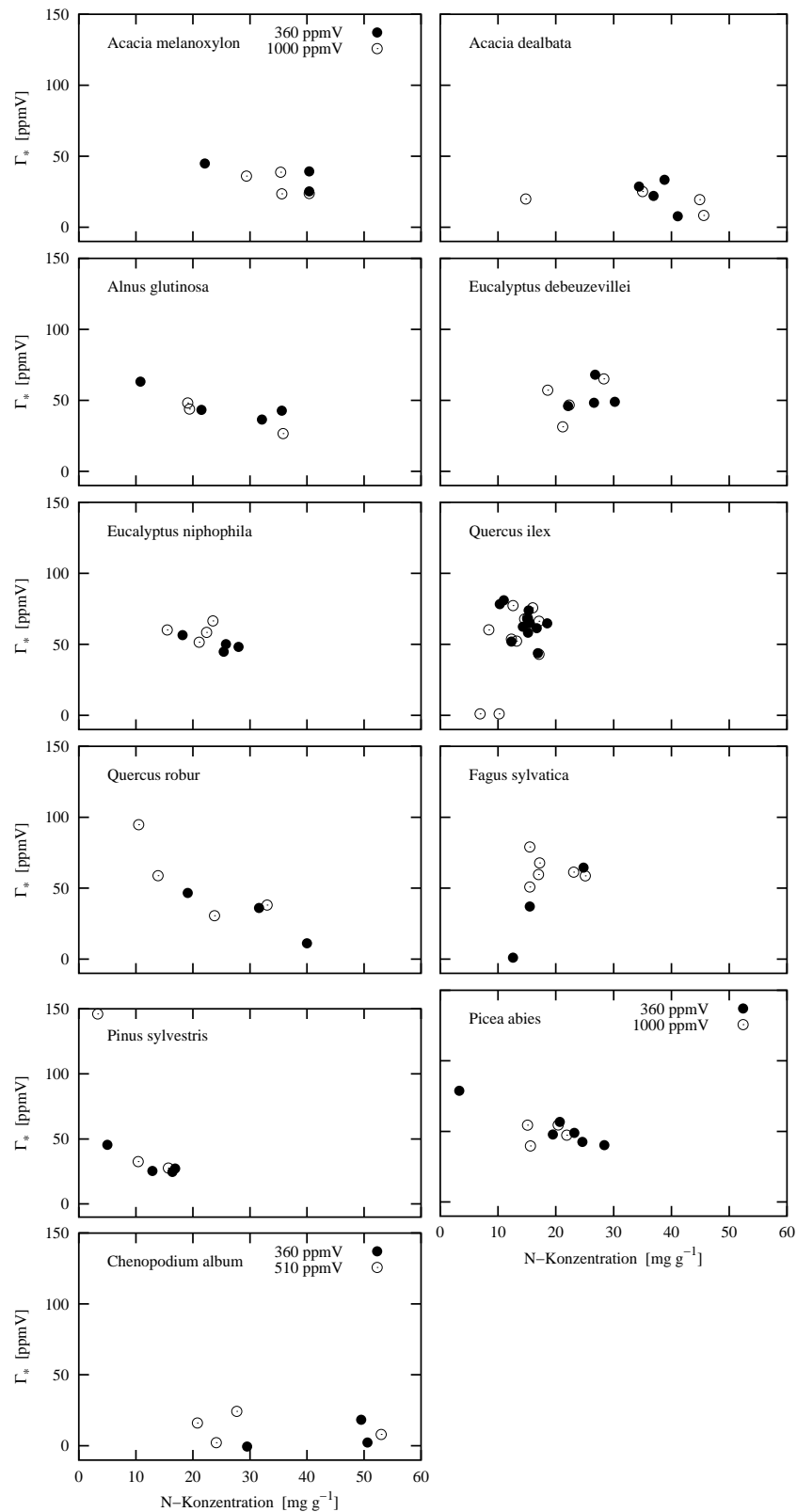


Abbildung 5.54: CO₂-Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_*) als Funktion der Stickstoffkonzentration: Übersicht über die Arten.

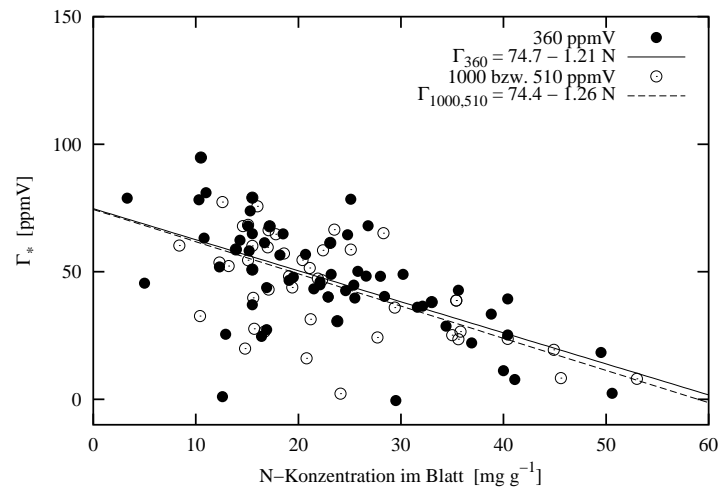


Abbildung 5.55: CO₂-Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_*) als Funktion der Stickstoffkonzentration: Übersicht über alle Messungen.

CO₂-Kompensationspunkt der Assimilation: Γ_*

In Abbildung 5.54 ist der Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und CO₂-Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_*) für die einzelnen Arten dargestellt. Bei den meisten Arten nahm Γ_* mit zunehmender Stickstoffkonzentration ab.

In der Zusammenfassung aller Messungen im Phytotron und FACE-Experiment (Abbildung 5.55) scheint ein gewisser Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und CO₂-Kompensationspunkt zu bestehen: bei geringen Stickstoffkonzentrationen betrug Γ_* im Mittel 75 ppmV und ging auf ca. 10 ppmV bei hohen Stickstoffkonzentrationen zurück.

Ein Einfluß durch die CO₂-Konzentration während der Anzucht auf den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration im Blatt und dem CO₂-Kompensationspunkt Γ_* wird weder in der Übersicht (Abbildung 5.55) noch bei der Betrachtung der einzelnen Arten (Abbildung 5.54) deutlich. Auch die Mittelwerte und CO₂ Response-Faktoren in Tabelle 5.19 zeigen keinen Einfluß der CO₂-Konzentration auf Γ_* .

Tabelle 5.19: Mittelwerte für die maximale Assimilationsrate (A_{max} : $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$), die Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht (CE_{TG} : $\text{nmol g(TG)}^{-1} \text{s}^{-1} \text{ppmV}^{-1}$) und den CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_* : ppmV) aus aktueller und erhöhter CO_2 -Konzentration (1000 ppmV). Daneben die Mittelwerte der CO_2 Response-Faktoren (Γ_{CO_2}) und die Mittelwerte der um die durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen induzierten geringeren Stickstoffkonzentrationen korrigierten Ergebnisse ($\Gamma_{\text{CO}_2, \text{nkorr}}$). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, N0 bis N25 die Düngestufen, \mathcal{M} Mittelwert der CO_2 Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

CO_2	k	aktuell			erhöht			Γ_{CO_2}			$\Gamma_{\text{CO}_2, \text{nkorr}}$		
		A_{max}	CE_{TG}	Γ_*	A_{max}	CE_{TG}	Γ_*	A_{max}	CE_{TG}	Γ_*	A_{max}	CE_{TG}	Γ_*
N0	10	0.26	0.45	57.0	0.15	0.27	91.4	*0.41	*0.51	1.28	0.68	0.71	1.16
N1	14	0.23	0.58	47.5	0.27	0.48	49.7	*0.86	*0.80	1.03	0.94	0.87	1.01
N5	13	0.41	0.77	41.1	0.35	0.61	42.7	*0.85	*0.79	1.00	*1.16	1.02	0.74
N25	14	0.41	0.76	42.6	0.33	0.58	45.8	*0.76	*0.73	1.06	*0.88	*0.86	1.17
\mathcal{M}	51							*0.72	*0.71	1.09	0.93	0.87	1.00

Zusammenfassung

Im Kapitel Photosynthese wurde der Einfluß von Stickstoffkonzentration im Blatt und CO_2 -Konzentration der Atmosphäre auf die Carboxylierungseffizienz (CE), die maximale Assimilationsrate (A_{max}) und den CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_{*}) an folgenden Arten untersucht: *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Quercus robur*, *Quercus ilex*, *Fagus sylvatica*, *Acacia dealbata*, *Acacia melanoxylon*, *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und *Chenopodium album*.

Die Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht (CE_{TG}) war im Mittel aller Arten proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter. Innerhalb der verschiedenen Artengruppen und Arten wies die Zunahme der Carboxylierungseffizienz bei hohen Stickstoffkonzentrationen eine Sättigungscharakteristik auf. Folglich entsprach der Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Carboxylierungseffizienz bezogen auf Stickstoff (CE_N) bei der Betrachtung der Artengruppen und Arten einer Maximumsfunktion: hohe Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff bei für die Art/Artengruppe typischen mittleren Stickstoffkonzentrationen; geringe Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff bei relativ geringen bzw. hohen Stickstoffkonzentrationen.

Die Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht (CE_{TG}) war bei den Blättern, die unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen gewachsen waren, signifikant geringer als bei Blättern, die unter aktueller CO_2 -Konzentration gewachsen waren. Wenn man jedoch die Unterschiede der Stickstoffkonzentration berücksichtigt oder die Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff berechnete zeigte sich kein deutlicher Unterschied zwischen Pflanzen aus aktueller und erhöhter CO_2 -Konzentration. Wenn man also die durch erhöhte CO_2 -Konzentration verursachten Unterschiede der Stickstoffkonzentration nicht berücksichtigte ergab die Auswertung der Gaswechsellmessungen fälschlicherweise einen signifikanten CO_2 -Effekt auf die Carboxylierungseffizienz, der aber zum allergrößten Teil durch die Unterschiede der Stickstoffkonzentrationen zwischen den CO_2 -Varianten verursacht wurde.

Dieses Ergebnis bestätigte sich innerhalb der einzelnen Arten/Artengruppen. Nur *Alnus glutinosa* wies bei Pflanzen, die unter erhöhter CO_2 -Konzentration exponiert waren bei gleicher

Tabelle 5.20: Abhängigkeit der Parameter CE_{TG} , A_{max} und Γ_* von der Stickstoffkonzentration (N_{Konz} : mg g^{-1}). Die Abhängigkeiten wurden für jede der beiden CO_2 -Varianten über die Artgrenzen hinweg ermittelt. Angegeben sind Steigung und Achsenabschnitt für den linearen Zusammenhang mit asymptotischer Standardabweichung.

Abhängigkeit der untersuchten Parameter von der Stickstoffkonzentration			
Parametersatz für Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration:			
CE_{TG}	=	$(-0.07 \pm 0.05) + (0.031 \pm 0.002) \cdot N_{Konz}$	Abbildung 5.45
A_{max}	=	$(-0.08 \pm 0.04) + (0.017 \pm 0.001) \cdot N_{Konz}$	Abbildung 5.53
Γ_*	=	$(74.7 \pm 5.3) - (1.21 \pm 0.21) \cdot N_{Konz}$	Abbildung 5.55
Parametersatz für Pflanzen aus erhöhter CO_2 -Konzentration:			
CE_{TG}	=	$(-0.06 \pm 0.05) + (0.028 \pm 0.002) \cdot N_{Konz}$	Abbildung 5.45
A_{max}	=	$(-0.04 \pm 0.03) + (0.015 \pm 0.001) \cdot N_{Konz}$	Abbildung 5.53
Γ_*	=	$(74.4 \pm 5.7) - (1.26 \pm 0.23) \cdot N_{Konz}$	Abbildung 5.55

Stickstoffkonzentration eine geringere Carboxylierungseffizienz auf als die Vergleichspflanzen. Dies wirkte sich auf die Artengruppe der Fixierer aus.

Die maximale Assimilationsrate (A_{max}) pro Trockengewicht war im Mittel aller Messungen proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter. Innerhalb der einzelnen Arten wies der Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und A_{max} bei hohen Stickstoffkonzentrationen eine Sättigung auf. Die Blätter aus erhöhten CO_2 -Konzentrationen wiesen signifikant geringere maximale Assimilationsraten auf als die Blätter aus aktueller CO_2 -Konzentration, wenn man die unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen nicht berücksichtigte. Dieser Effekt konnte zum großen Teil über die durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen induzierten geringeren Stickstoffkonzentrationen erklärt werden.

Der CO_2 -Kompensationspunkt lag im Mittel aller Messungen und auch innerhalb der meisten Arten für Blätter mit höheren Stickstoffkonzentrationen bei geringeren Werten. Ein Unterschied zwischen den CO_2 -Konzentrationen war nicht zu erkennen.

Synthese

Um den Einfluß der unter erhöhter CO_2 -Konzentration induzierten Verringerung der Stickstoffkonzentration und den darüber hinausgehenden Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentrationen auf die Assimilationsrate zu verdeutlichen habe ich anhand der Parameter CE_{TG} , A_{max} und Γ_* A - C_i -Kurven gebildet und die Assimilationsraten bei Wachstums CO_2 -Konzentration bestimmt:

$$\begin{aligned}
 A &= -(CE \cdot \Gamma) + CE \cdot C_i && \text{für } C_i < 250 \text{ ppmV :} \\
 A &= A_{max} && \text{für } C_i > 700 \text{ ppmV :}
 \end{aligned}$$

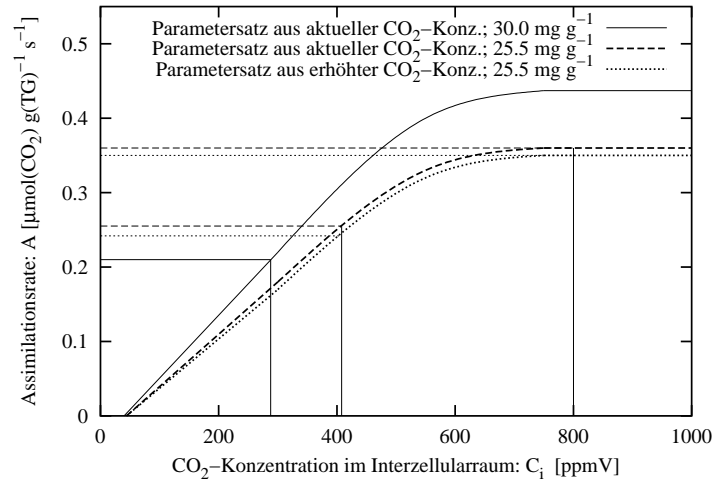


Abbildung 5.56: Vergleich des Einflusses der unter erhöhter CO₂-Konzentration verringerten Stickstoffkonzentration und der Unterschiede der Parametersätze, die an Pflanzen aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration bestimmt wurden, auf die A-C_i-Kurven. Die A-C_i-Kurven wurden nach dem Modell zur Abhängigkeit der Photosynthese von C_i bei Lichtsättigung berechnet (siehe Seite 29). Die Parameter wurden anhand der Werte in Tabelle 5.20 bestimmt, wobei eine Stickstoffkonzentration der Variante aus aktueller CO₂-Konzentration von 30 mg g⁻¹ angenommen wurde, die in der Variante aus erhöhter CO₂-Konzentration um 15% verringert war (25.5 mg g⁻¹). Für die verringerte Stickstoffkonzentration sind die Kurven nach dem Parametersatz für aktuelle und erhöhte CO₂-Konzentration eingetragen. Gekennzeichnet sind die CO₂-Konzentrationen für C_i, die sich aus den um 20% verringerten Wachstums-CO₂-Konzentrationen ergeben und die zugehörigen Assimilationsraten.

Für die Parameter CE_{TG} , A_{max} und Γ^* wurden aus den Ergebnissen der Gaswechselmessungen ihre Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5.20 zusammengefaßt. Zwischen den CO₂-Varianten unterschied sich die Abhängigkeit der Parameter von der Stickstoffkonzentration wenig, maximal im Bereich ihrer Standardabweichungen. Als Grenzfall für die Untersuchung will ich trotzdem zwei unterschiedliche Parametersätze für Pflanzen aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration annehmen.

Anhand dieser Parametersätze habe ich für beispielhafte Stickstoffkonzentrationen anhand des Modells A-C_i-Kurven gebildet (Abbildung 5.56) und die Assimilationsraten bei Wachstums CO₂-Konzentration bestimmt (Tabelle 5.21).

Dabei habe ich für Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration eine Stickstoffkonzentration von 30 mg g⁻¹ zugrunde gelegt. Unter erhöhter CO₂-Konzentration war die Stickstoffkonzentration der Blätter um 15% reduziert (Tabelle 5.11). Dementsprechend habe ich anhand der Parametersätze die Assimilationsraten für Pflanzen aus erhöhter CO₂-Konzentration für eine Stickstoffkonzentration von 25.5 mg g⁻¹ berechnet. Diese A-C_i-Kurven habe ich mit der A-C_i-Kurve verglichen, die mit dem Parametersatz von Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration und einer Stickstoffkonzentration von 25.5 mg g⁻¹ gebildet wurde.

Außerdem habe ich für beispielhafte Stickstoffkonzentrationen die Assimilationsraten bei Wachstums-CO₂-Konzentration bestimmt (Tabelle 5.21). Hierbei habe ich angenommen, daß die interzelluläre CO₂-Konzentration (C_i) 80% der äußeren CO₂-Konzentration (C_a) betragen hat (Morison, 1987).

Die Abbildung der A-C_i-Kurven (5.56) zeigt, daß die Abhängigkeit der Assimilationsraten von C_i stark durch die geringere Stickstoffkonzentration der Pflanzen beeinflusst wurde. Der zusätzliche Unterschied zwischen den CO₂-Varianten war demgegenüber gering.

Tabelle 5.21: Beispiele für Assimilationsraten bei Wachstums-CO₂-Konzentration. Die Assimilationsraten für Lichtsättigung wurden aus den Gleichungen in Tabelle 5.20 über das Modell auf Seite 29 berechnet. Ich nehme für dieses Beispiel an, daß C_i 80% von C_a betrug und lege die in den Experimenten ermittelte mittlere Reduktion der Stickstoffkonzentration um 15% zugrunde. A_{TG} Assimilationsrate bezogen auf das Trockengewicht ($\mu\text{mol g(TG)}^{-1} \text{s}^{-1}$), A_N Assimilationsrate bezogen auf Stickstoff ($\mu\text{mol g(N)}^{-1} \text{s}^{-1}$), Δ Unterschied in Bezug zu $C_a = 360 \text{ ppmV}$.

Beispiele für Assimilationsraten bei Wachstums-CO ₂ -Konzentration							
C_a	C_i	N-Konz.	Parametersatz	A_{TG}	$\Delta_{A_{TG}}$	A_N	Δ_{A_N}
360	288	30.0	aktuell	0.21		7.0	
510	408	25.5	erhöht	0.24	+14%	9.4	+35%
1000	800	25.5	erhöht	0.35	+66%	13.7	+96%
510	408	25.5	aktuell	0.25	+19%	10.0	+42%
1000	800	25.5	aktuell	0.36	+71%	14.0	+100%
510	408	30.0	aktuell	0.30	+42%	10.0	+42%
1000	800	30.0	aktuell	0.42	+100%	14.0	+100%

Als Ergebnis dieser Auswertung betrug die Assimilationsrate pro Trockengewicht (A_{TG}) bei Wachstum unter aktueller CO₂-Konzentration $0.21 \mu\text{mol g(TG)}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Tabelle 5.20). Unter erhöhter CO₂-Konzentration war sie trotz geringerer Stickstoffkonzentration gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration um 14% ($C_a = 510 \text{ ppmV}$) bzw. 66% ($C_a = 1000 \text{ ppmV}$) erhöht. Dieses Ergebnis gilt für Lichtsättigungsbedingungen. Bei geringerer Strahlung sind die Unterschiede der Assimilationsraten zwischen den CO₂-Konzentrationen geringer.

Legt man für die Berechnung der Assimilationsrate die geringere Stickstoffkonzentration und den Parametersatz für Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration zugrunde, so erhält man eine Steigerung der Assimilationsrate bei C_a von 510 ppmV um 19% bzw. bei einem C_a von 1000 ppmV um 71%. Berechnet man jedoch die Assimilationsrate bei erhöhter CO₂-Konzentration auf der Basis einer Stickstoffkonzentration von 30.0 mg g^{-1} und dem Parametersatz für Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration, so erhält man Steigerungen der Assimilationsraten von 40% bei 510 ppmV und 100% bei 1000 ppmV.

Die Assimilationsrate pro Stickstoff (A_N : $\mu\text{mol g(N)}^{-1} \text{s}^{-1}$), auch Stickstoff-Nutzungs-Effizienz der Photosynthese (NUE_A) genannt, nahm mit steigender CO₂-Konzentration deutlich zu. Anhand der Parameter auf Basis der Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration berechnet man etwas höhere Werte für die NUE_A bei 510 bzw. 1000 ppmV, wobei dieser Unterschied ausschließlich auf der Annahme beruht, daß sich die Parametersätze unterscheiden, was auf der Basis der Statistik nicht der Fall ist.

Höhere CO₂-Konzentrationen steigerten die Stickstoff-Nutzungs-Effizienz der Photosynthese bei Lichtsättigung deutlich. Ein Einfluß des Wachstums unter erhöhter CO₂-Konzentration auf diesen Zusammenhang war nicht zu erkennen.

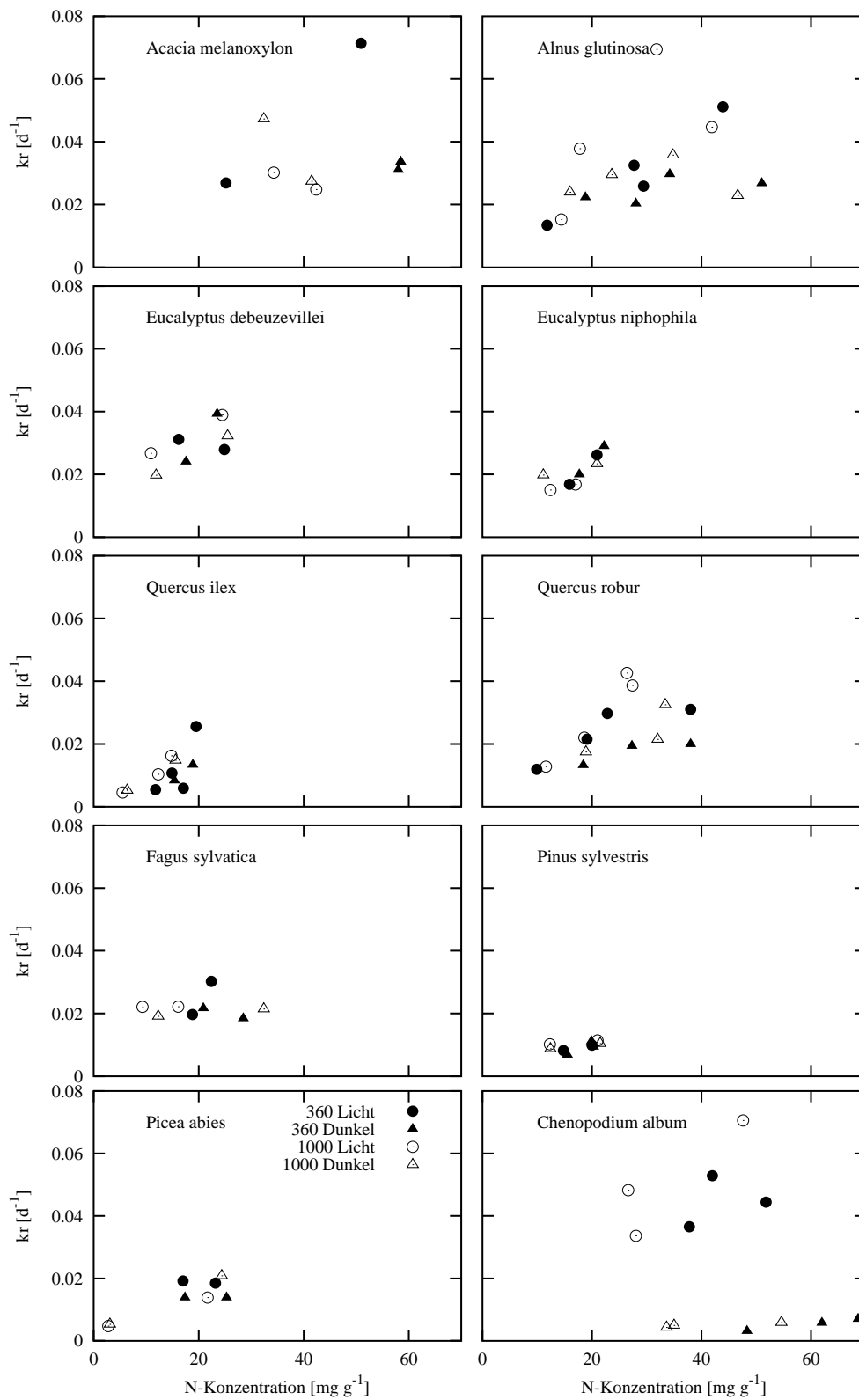


Abbildung 5.57: Respirationskoeffizient pro Kohlenstoff (kr : d^{-1}) aus Messungen der Dunkelatmung an ausgewachsenen Blättern nach Lichtperiode und nach Dunkelperiode. Dargestellt in Bezug zur Konzentration an Stickstoff (mg(N) g(TG)^{-1}). Überblick über die einzelnen Arten.

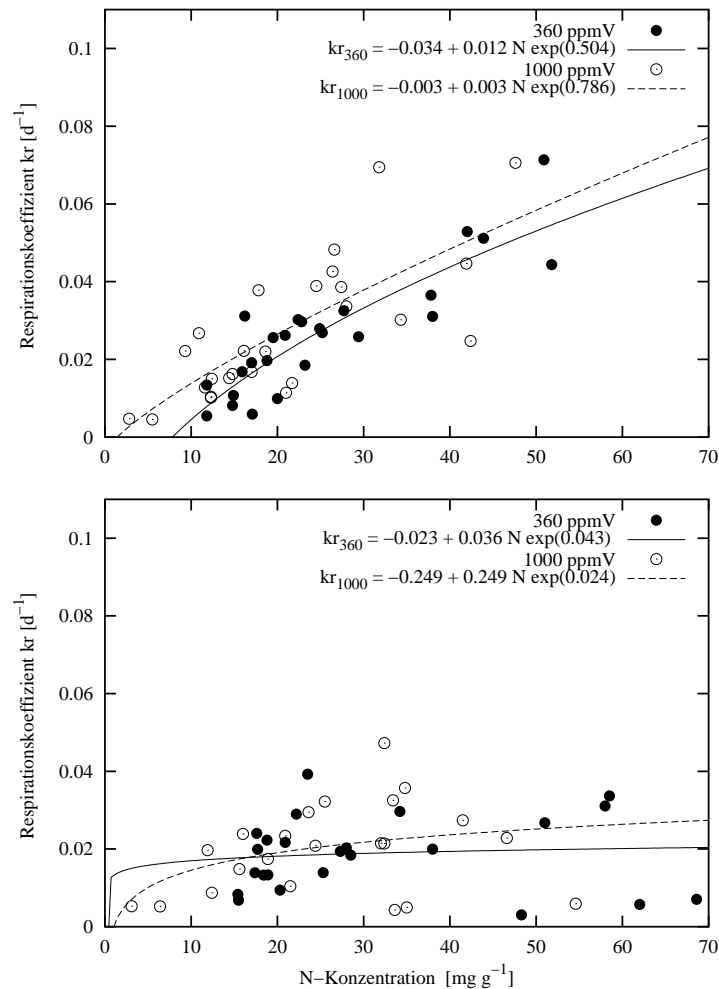


Abbildung 5.58: Respirationskoeffizient pro Kohlenstoff (kr : d^{-1}) aus Messungen der Dunkelatmung an ausgewachsenen Blättern nach Lichtperiode (obere Abbildung) und nach Dunkelperiode (untere Abbildung). Dargestellt in Bezug zur Konzentration an Stickstoff ($mg(N)\ g(TG)^{-1}$). Überblick über alle Messungen.

5.2.6 Respiration

Das Kapitel zur Respiration gliedert sich in drei Teile. Zunächst wird der Einfluß von Stickstoffdüngung und CO_2 auf den Respirationskoeffizienten pro Trockengewicht (kr) untersucht, anschließend die Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten pro Stickstoff (kr_n) von der Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und abschließend die Temperaturabhängigkeit der Respiration (Q_{10}).

Respirationskoeffizient pro Kohlenstoff: kr

In der Übersicht der einzelnen Arten in Abbildung 5.57 wird deutlich, daß die Respirationskoeffizienten aus Messungen nach der Lichtperiode mit steigender Stickstoffkonzentration der Blätter anstiegen. Nach der Dunkelperiode lagen die Werte für kr mehr (*Chenopodium album*) oder weniger (z.B. *Eucalyptus debeuzevillei*) unter denen aus Messungen nach der Lichtperiode. In dem Ausmaß der Reduktion spiegelt sich die Dauer der Dunkelperiode wider (*Eucalyptus debeuzevillei* 15 Stunden; *Chenopodium album* 94 Stunden).

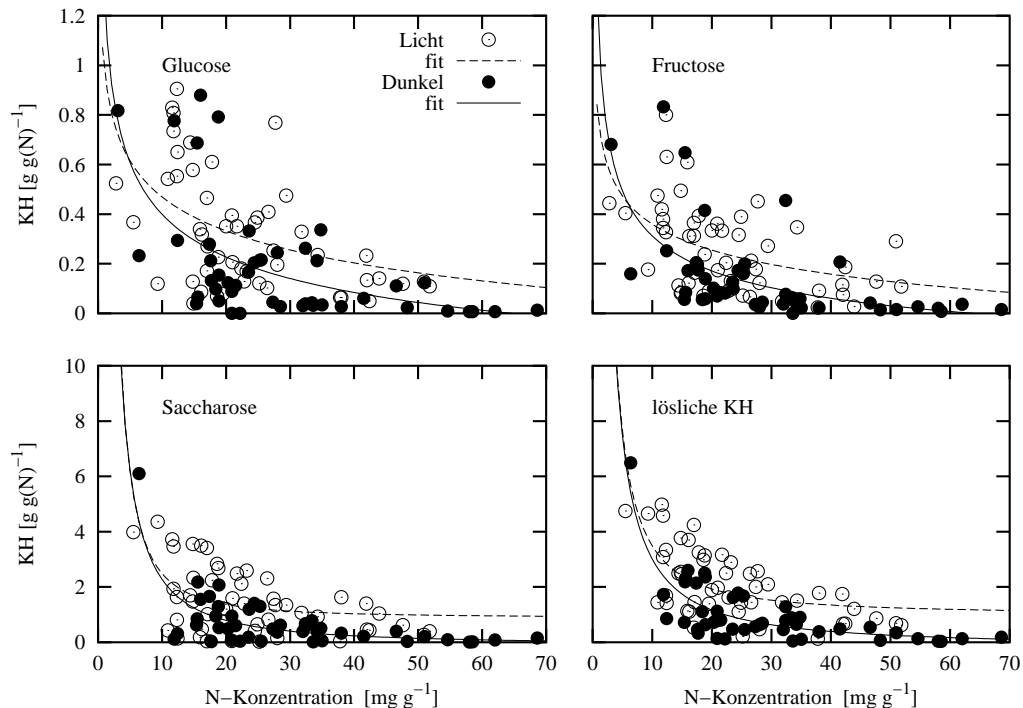


Abbildung 5.59: Konzentration an Glucose, Fructose, Saccharose pro Stickstoff und ihre Summe aus Blättern, an denen die Dunkelatmung bestimmt wurde. Dargestellt in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration der Blätter. Die Messungen nach Lichtperiode (helle Symbole; gestrichelt Anpassung) sind den Messungen nach Dunkelperiode (dunkle Symbole; durchgezogene Anpassung) gegenübergestellt.

Im Mittel aller Messungen nach der Lichtperiode waren die Respirationskoeffizienten in etwa proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter (Abbildung 5.58 obere Graphik). Nach der Dunkelperiode hingegen war kr in vielen Fällen bei gleicher Stickstoffkonzentration geringer als nach der Lichtperiode und im Mittel nicht proportional zur Stickstoffkonzentration (untere Graphik in Abbildung 5.58).

Neben dem Unterschied zwischen Messungen nach Licht- und Dunkelperiode zeigt sich in Abbildung 5.58 ein Unterschied der Respirationskoeffizienten von Blättern aus den verschiedenen CO_2 -Varianten: Blätter aus erhöhten CO_2 -Konzentrationen wiesen am Ende der Lichtperiode bei gleicher Stickstoffkonzentration im Mittel höhere Respirationskoeffizienten auf als Blätter aus aktueller CO_2 -Konzentration. Der statistische Vergleich der CO_2 -Varianten zeigt, daß dieser Effekt signifikant war (Tabelle 5.22 auf Seite 180).

Nach der Lichtperiode waren die Respirationskoeffizienten also in etwa proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter, wobei die Blätter aus erhöhten CO_2 -Konzentrationen signifikant höhere Werte aufwiesen als die Blätter aus aktueller CO_2 -Konzentration. Daneben waren die Respirationskoeffizienten nach der Dunkelperiode deutlich verringert gegenüber der Lichtperiode, wobei auch die Proportionalität von Stickstoffkonzentration und Respirationskoeffizienten verloren ging. Sind diese Unterschiede durch verschiedene Konzentrationen an löslichen Kohlenhydraten zu erklären?

Wenn der Unterschied der Respiration nach Licht- und Dunkelperiode auf verschiedene Kohlenhydratgehalte zurückgeführt werden soll, stellt sich die Frage, ob die Dunkelperiode wirklich einen Einfluß auf die Konzentrationen der Kohlenhydrate hatte. Die Ergebnisse der Kohlenhydratanalysen für Glucose, Fructose und Saccharose sind in Abbildung 5.59 dargestellt. Die Konzentrationen an löslichen Kohlenhydraten waren am Ende der Dunkelperiode

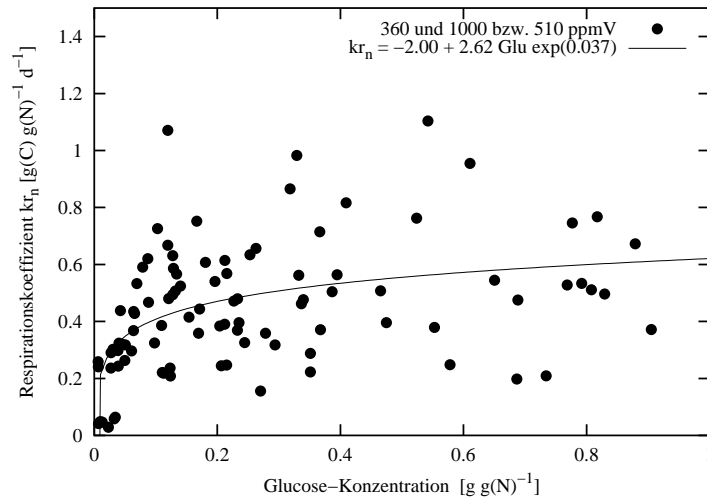


Abbildung 5.60: Respirationskoeffizient pro Stickstoff (kr_n : $\text{g(C) g(N)}^{-1} \text{d}^{-1}$) aus Messungen der Dunkelrespiration an ausgewachsenen Blättern mit unterschiedlichen Glucose-Konzentrationen (g(Glu.) g(N)^{-1}). Die Glucose-Konzentrationen wurden durch eine Lichtperiode bzw. eine Dunkelperiode im Vorfeld der Messungen variiert.

riode geringer als nach der Lichtperiode. Dies galt sowohl für Glucose und Fructose als auch für Saccharose, und damit für die Summe der drei Kohlenhydrate. Dieser Effekt war in Blättern mit hoher Stickstoffkonzentration deutlicher ausgeprägt als in Blättern mit geringer Stickstoffkonzentration. Insgesamt bestätigt sich die Vermutung, daß die geringeren Respirationskoeffizienten nach der Dunkelperiode mit einer Absenkung der Kohlenhydrate einhergingen.

Respirationskoeffizient pro Stickstoff: kr_n

Um diesen Zusammenhang besser zu verstehen habe ich die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff berechnet (kr_n) und in Bezug zur Konzentration an löslichen Kohlenhydraten gesetzt. Das Ergebnis ist in Abbildung 5.60 dargestellt, wobei Glucose als Beispiel für die Kohlenhydrate gewählt wurde. Es sind alle Messungen ohne Berücksichtigung der verschiedenen CO_2 -Varianten dargestellt.

Über weite Bereiche hatte die Glucosekonzentration nur einen geringen Einfluß auf den Respirationskoeffizienten pro Stickstoff. Bei geringen Konzentrationen an Glucose geht kr_n allerdings deutlich zurück. Auffällig ist die Lücke zwischen den ganz geringen Werten von kr_n und den nächsthöheren Werten. Diese geringen Werte von kr_n sind das Ergebnis der Messungen an *Chenopodium album*, wobei die Pflanzen länger im Dunkeln gestanden hatten als die Pflanzen aus dem Experiment im Phytotron.

Das Ergebnis bestätigt die Annahme: die Respirationskoeffizienten waren proportional zur Stickstoffkonzentration, es sei denn, die Respiration wurde durch eine geringe Konzentration an Kohlenhydraten begrenzt. Die Streuung der Ergebnisse war dabei jedoch ausgesprochen groß.

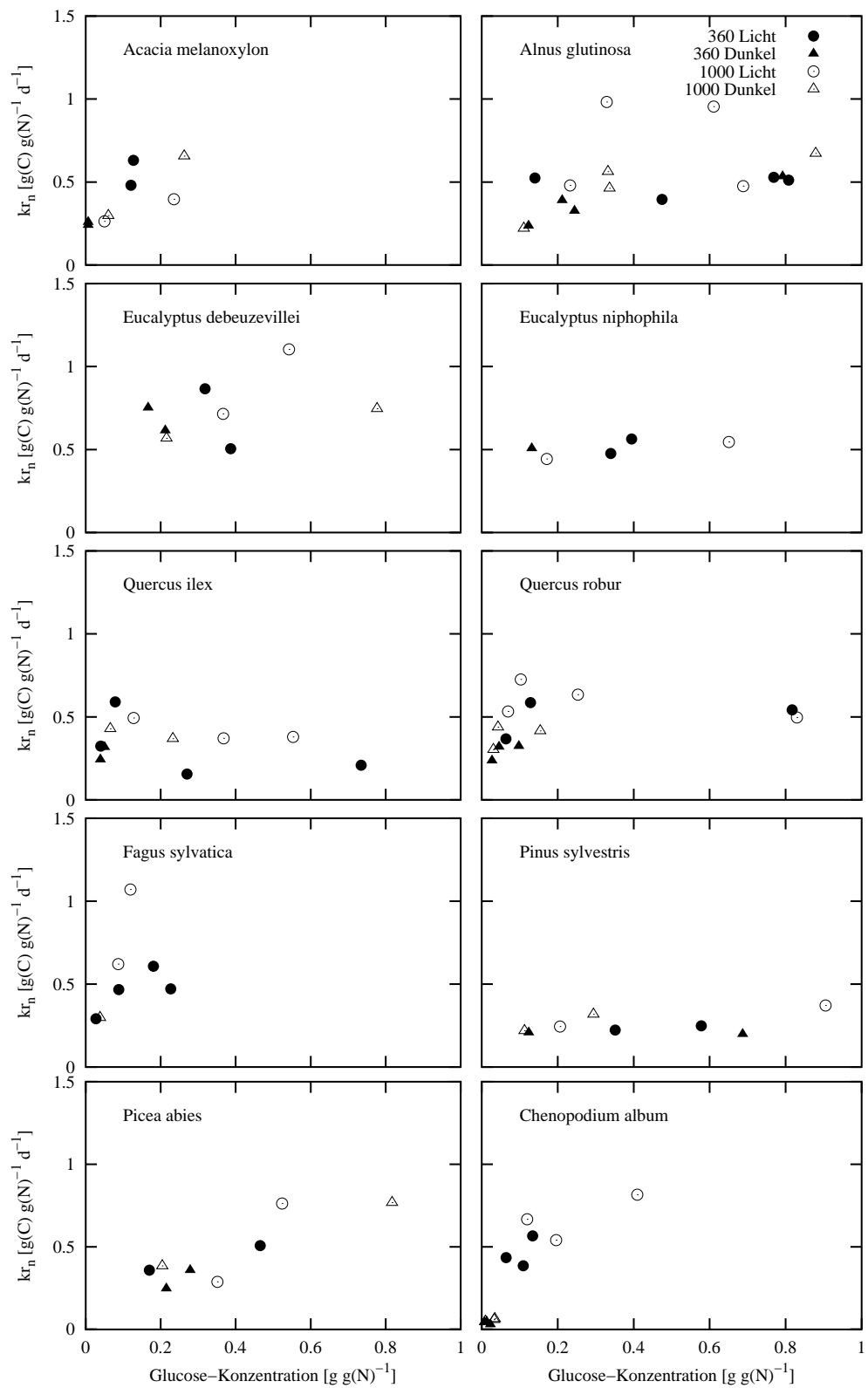


Abbildung 5.61: Respirationskoeffizient pro Stickstoff (kr_n : g(C) g(N)⁻¹ d⁻¹) aus Messungen der Dunkelrespiration an ausgewachsenen Blättern bezogen auf die Glucosekonzentration (g(Glu.) g(N)⁻¹). Die Kohlenhydratkonzentrationen wurden durch eine Lichtperiode bzw. Dunkelperiode im Vorfeld der Messungen variiert.

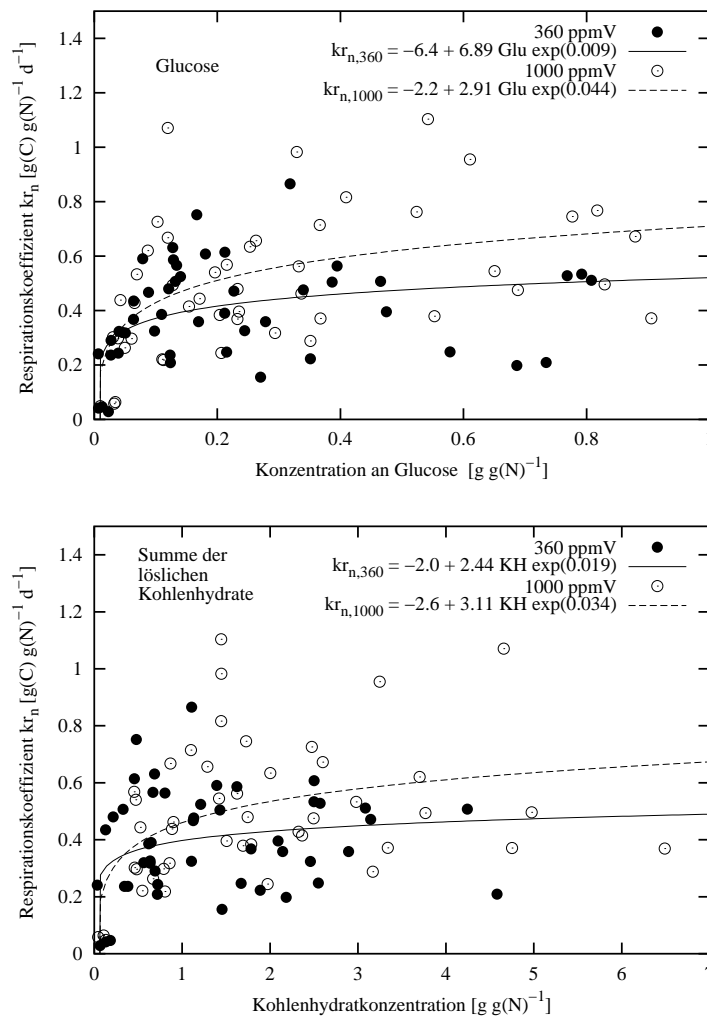


Abbildung 5.62: Respirationskoeffizient pro Stickstoff (kr_n : $\text{g(C) g(N)}^{-1} \text{d}^{-1}$) aus Messungen der Dunkelrespiration an ausgewachsenen Blättern bezogen auf die Glucosekonzentration (g(Glu.) g(N)^{-1} ; obere Abbildung), bzw. die Summe aus Glucose, Fructose und Saccharose-Konzentration (untere Abbildung). Die Kohlenhydratkonzentrationen wurden durch eine Lichtperiode bzw. Dunkelperiode im Vorfeld der Messungen variiert.

Respirationskoeffizient pro Stickstoff kr_n : Einfluß der CO_2 -Konzentration

In Abbildung 5.62 sind die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff (kr_n) von Pflanzen aus den verschiedenen CO_2 -Konzentrationen dargestellt. Es zeigt sich, daß die Pflanzen die, unter erhöhtem CO_2 gewachsen waren, bei gleicher Konzentration an Kohlenhydraten im Mittel höhere Respirationskoeffizienten aufwiesen als die Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration. Der Unterschied wurde mit zunehmender Konzentration an Kohlenhydraten immer deutlicher. Dies ergab sich sowohl bei einem Bezug von kr_n auf Glucose (obere Abbildung) als auch auf die Summe aus Glucose, Fructose und Saccharose (untere Abbildung).

Der statistische Vergleich über die CO_2 Response-Faktoren zeigte, daß dieser Effekt signifikant war: Blätter aus erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen höhere Respirationskoeffizienten pro Stickstoff auf als Blätter aus aktueller CO_2 -Konzentration (Tabelle 5.23). In den Blättern, die in erhöhter CO_2 -Konzentration gewachsen waren, war die Konzentration der Kohlenhydrate Glucose, Fructose und Saccarose höher als in Blättern aus aktueller CO_2 -Konzentration (Tabelle 5.22). Die CO_2 Response-Faktoren waren aber auch nach Korrektur der unterschiedlichen Kohlenhydratkonzentrationen signifikant größer als eins. Der Effekt

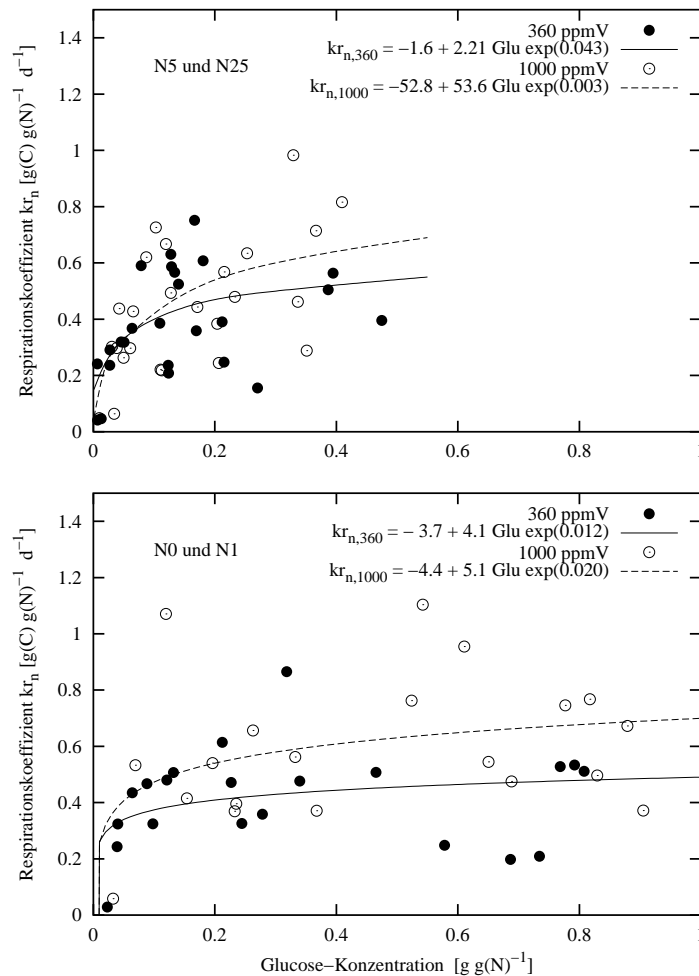


Abbildung 5.63: Respirationskoeffizient pro Stickstoff ($kr_n: \text{g(C)} \text{g(N)}^{-1} \text{d}^{-1}$) aus Messungen der Dunkelrespiration an ausgewachsenen Blättern bezogen auf die Glucosekonzentration (g(Glu.) g(N)^{-1}). Gegenübergestellt werden die Nährstoffangebote (obere Abbildung: hohes Nährstoffangebot; untere Abbildung: geringes Nährstoffangebot).

war allerdings weniger deutlich als ohne Berücksichtigung der unterschiedlichen Kohlenhydratkonzentrationen.

Die Unterschiede der Respirationskoeffizienten pro Stickstoff zwischen den CO_2 -Varianten ließen sich also nur zum Teil durch die verschiedenen Konzentrationen an Kohlenhydraten erklären. Im Folgenden möchte ich untersuchen ob dieser Effekt bei verschiedenen Düngestufen oder nach der Licht- bzw. Dunkelperiode verschieden stark ausgeprägt war.

kr_n : Einfluß von CO_2 -Konzentration und Düngewariente

In Abbildung 5.63 sind Respirationskoeffizienten kr_n aus den verschiedenen Varianten mit verschiedenem Nährstoffangebot getrennt dargestellt, wobei die Varianten mit reichlichem Angebot (N5 und N25, obere Graphik) den Varianten mit geringem Angebot (N0 und N1, untere Graphik) gegenübergestellt werden. Die Konzentration an Kohlenhydraten wurde dabei im Verhältnis zur Stickstoffkonzentration berechnet. Daher sind die Kohlenhydratkonzentrationen pro Stickstoff in den hohem Düngestufen (obere Graphik) durchweg geringer als in den Varianten mit geringem Stickstoffangebot (untere Graphik).

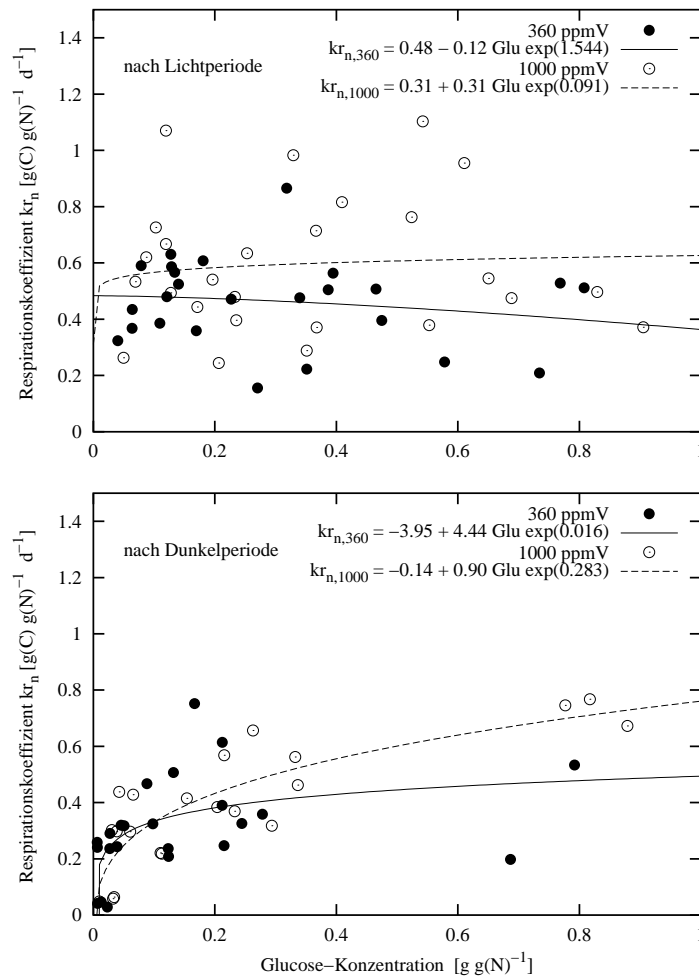


Abbildung 5.64: Respirationskoeffizient pro Stickstoff (kr_n : $\text{g(C) g(N)}^{-1} \text{d}^{-1}$) aus Messungen der Dunkelrespiration an ausgewachsenen Blättern bezogen auf die Glucosekonzentration (g(Glu.) g(N)^{-1}). Messungen nach Lichtperiode (obere Abbildung), Messungen nach Dunkelperiode (untere Abbildung).

In beiden Graphiken wird deutlich, daß kr_n im Mittel bei den Pflanzen aus 1000 ppmV deutlich höher war als bei den Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration. Ganz ähnlich verhält sich der Zusammenhang bei einem Bezug von kr_n auf Fructose, Saccharose oder die Summe der löslichen Kohlenhydrate, daher verzichte ich hier auf die Darstellung.

kr_n : Einfluß von CO_2 -Konzentration nach Licht- bzw. Dunkelperiode

Die Abbildung 5.64 zeigt, daß sich der Effekt der höheren CO_2 -Konzentration während der Exposition auf kr_n sowohl in den Messungen nach der Lichtperiode als auch in den Messungen nach Dunkelperioden zeigte.

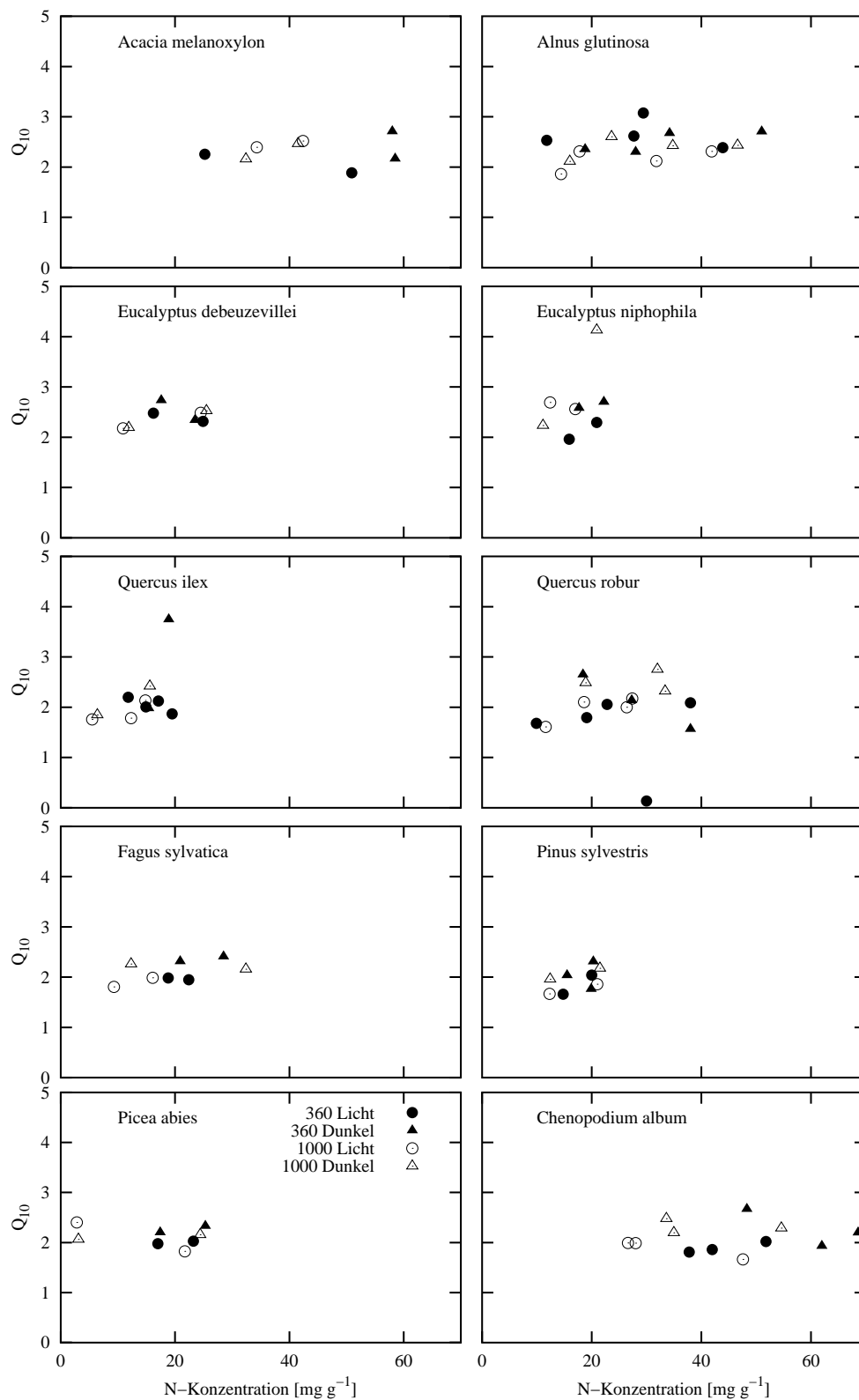


Abbildung 5.65: Temperaturabhängigkeit der Respiration: Q_{10} -Werte aus den Temperaturreihen der Respirationsmessungen, aufgetragen gegen die Stickstoffkonzentration der Blätter. Übersicht über die einzelnen Arten.

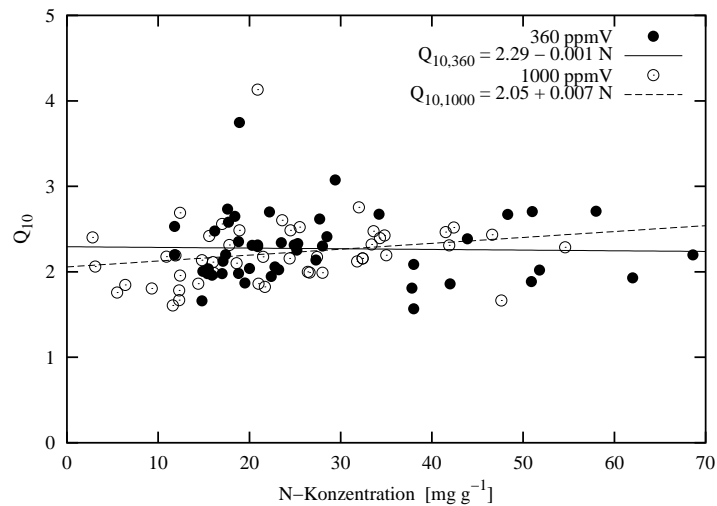


Abbildung 5.66: Temperaturabhängigkeit der Respiration: Q_{10} Werte aus den Temperaturreihen der Respirationsmessungen, aufgetragen gegen die Stickstoffkonzentration der Blätter. Übersicht über alle Messungen.

Temperaturabhängigkeit der Respiration

Mit einer Streuung der Q_{10} -Werte zwischen 1.6 bis 2.9 (bei drei Ausreißern) liegen die Q_{10} -Werte im Mittel um 2.2. Ein Einfluß der Konzentration an Stickstoff im Blatt oder der CO_2 -Konzentration der Exposition ist nicht zu erkennen. Dies wurde durch die statistische Auswertung bestätigt (Tabelle 5.23).

Tabelle 5.22: Mittelwerte der Konzentration an Glucose, Fructose, Saccharose, Stärke und Summe der Kohlenhydrate (Ges.) in den Blättern der Respirationsmessungen an Blättern aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration (1000 ppmV). Daneben die Mittelwerte der CO₂ Response-Faktoren (r_{CO_2}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, N0 bis N25 die Düngestufen, \mathcal{M} Mittelwert der CO₂ Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

CO ₂	k	aktuell					erhöht					r_{CO_2}				
		Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.	Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.	Glu.	Fru.	Sac.	St.	Ges.
N0	7	0.32	0.25	0.50	1.25	2.31	0.41	0.35	0.69	2.30	3.74	2.20	1.85	2.51	*6.55	*2.99
N1	8	0.38	0.27	1.71	1.70	4.05	0.23	0.16	1.08	2.32	3.78	0.94	1.16	1.41	*4.94	1.79
N5	12	0.26	0.22	0.75	0.63	1.85	0.27	0.21	0.67	1.21	2.36	1.21	1.05	0.92	1.24	1.15
N25	14	0.16	0.12	1.25	0.51	2.03	0.16	0.14	1.60	1.15	3.05	1.00	1.21	*1.34	*2.65	*1.45
\mathcal{M}	41											1.19	1.24	1.35	*2.80	*1.69

Zusammenfassung

Der Einfluß von Stickstoffversorgung und CO₂-Konzentration während des Wachstums auf die Dunkelatmung wurde an Blättern folgender Arten untersucht: *Acacia melanoxylon*, *Alnus glutinosa*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Quercus ilex*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und *Chenopodium album*.

Am Ende der Lichtperiode wiesen die Blätter relativ hohe Kohlenhydratkonzentrationen auf und die Respirationskoeffizienten pro Kohlenstoff waren im Mittel proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter. Nach einer verlängerten Dunkelperiode waren die Respirationskoeffizienten und die Konzentration an Kohlenhydraten deutlich geringer und die Respirationskoeffizienten verloren die Proportionalität zur Stickstoffkonzentration.

Die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff waren bei ausreichenden Kohlenhydratkonzentrationen im Blatt in etwa konstant. Bei sehr geringen Kohlenhydratkonzentrationen hingegen waren die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff deutlich verringert.

Das Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration veränderte die Respirationskoeffizienten pro Kohlenstoff (kr) nicht, erhöhte aber die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff (kr_n) deutlich. Der Einfluß der Wachstums-CO₂-Konzentration auf die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff konnte nur zu einem geringem Teil durch die erhöhten Kohlenhydratkonzentrationen erklärt werden. Dieser Effekt trat sowohl in den Blättern aus hohen als auch niedrigen Düngestufen auf, gleichfalls bei Messungen nach Licht und Dunkelphase.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß bei ausreichender Kohlenhydratkonzentration ein enger Zusammenhang von Dunkelatmung und Stickstoffgehalt besteht. Unter erhöhter CO₂-Konzentration war die Respiration pro Stickstoff gesteigert. Dies konnte nur zu einem geringen Teil durch die erhöhten Konzentrationen an Kohlenhydraten erklärt werden. Aufgrund der geringeren Stickstoffkonzentration in Blättern aus erhöhter CO₂-Konzentration war die Respiration pro Trockengewicht durch die erhöhten CO₂-Konzentrationen nicht verändert.

Die Temperaturabhängigkeit der Respiration war im Mittel aller Arten und auch für die einzelnen Arten bei den verschiedenen Stickstoffkonzentrationen im Blatt konstant. Ein Einfluß der CO₂-Konzentration, unter der die Pflanzen gewachsen sind, ist nicht zu erkennen.

Tabelle 5.23: Mittelwerte der Respirationskoeffizienten pro Kohlenstoff (kr : d^{-1}), der Respirationskoeffizienten pro Stickstoff (kr_n : $\text{g(C) g(N)}^{-1} \text{d}^{-1}$), der kohlenhydratkorrigierten Respirationskoeffizienten pro Stickstoff (kr_{nk}) und der Temperaturabhängigkeit der Respiration (Q_{10}) aus Messungen an Blättern aus aktueller und erhöhter CO_2 -Konzentration. Daneben die Mittelwerte der CO_2 Response-Faktoren (r_{CO_2}). k bezeichnet die Anzahl der Parallelen, N0 bis N25 die Düngestufen, \mathcal{M} Mittelwert der CO_2 Response-Faktoren aus allen vier Düngestufen, * bei Signifikanz ($p < 0.05$).

nach Lichtperiode										
CO_2	aktuell				erhöht			r_{CO_2}		
	k	Q_{10}	kr	kr_n	Q_{10}	kr	kr_n	Q_{10}	kr	kr_n
N0	4	2.31	2.21	0.58	2.28	2.18	0.63	0.99	0.99	1.03
N1	4	2.02	2.42	0.42	1.94	2.59	0.73	0.97	1.11	*1.66
N5	7	2.24	3.42	0.49	2.23	3.53	0.60	1.00	1.09	1.18
N25	7	2.05	3.01	0.44	1.97	3.16	0.50	0.96	0.96	1.13
\mathcal{M}	22							0.98	1.03	*1.21

Gesamt: nach Licht und Dunkelperiode										
CO_2	aktuell				erhöht			r_{CO_2}		
	k	Q_{10}	kr_n	kr_{nk}	Q_{10}	kr_n	kr_{nk}	Q_{10}	kr_n	kr_{nk}
N0	7	2.35	0.53	0.55	2.23	0.66	0.59	0.95	1.23	1.07
N1	8	2.13	0.35	0.36	2.08	0.58	0.57	0.98	*1.59	*1.52
N5	12	2.29	0.43	0.47	2.33	0.49	0.50	1.02	1.15	1.09
N25	14	2.26	0.33	0.38	2.12	0.40	0.45	0.95	*1.18	1.16
\mathcal{M}	41							0.98	*1.25	*1.18

Kapitel 6

Diskussion

In der Arbeit habe ich am Beispiel von Stickstoff die Bedeutung der Mineralstoffe für den CO₂-Düngeeffekt untersucht. Das untersuchte System war der Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen. Im strukturellen Modell zu Beginn der Arbeit habe ich angenommen, daß die löslichen und somit in der Pflanze mobilen Verbindungen wichtige regulierende Größen im Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen sind, was für einzelne Prozesse und Verbindungen nachgewiesen ist.

Regulatorisch wirksam ist hierbei sowohl die Menge bzw. Konzentration dieser Verbindungen als auch das Verhältnis der Konzentrationen zueinander am Ort der Regulation. Insgesamt spiegelt die Konzentration an löslichen Stickstoff- und Kohlenstoffverbindungen den Stickstoffstatus der Pflanzen wider.

Im Rahmen des Experiment konnte ich den Zustand des Stickstoff- und Kohlenstoffhaushaltes nur zu zwei Zeitpunkten bestimmen: zu Beginn der Exposition anhand der Vergleichspflanzen und am Ende der Exposition bei der Ernte der Pflanzen. Für die Phase der Exposition gehe ich davon aus, daß der Stickstoffstatus nach einer kurzen Einstellungsphase konstant war. Zwischen den Varianten sollte der Stickstoffstatus durch die verschiedenen Stickstoffkonzentrationen in der Nährlösung und CO₂-Konzentrationen der Atmosphäre variiert werden.

Voraussetzung für einen im Verlauf der Expositionsbedingungen konstanten Stickstoffstatus sind konstante Umweltbedingungen, insbesondere konstante Stickstoff- und Kohlenstoffverfügbarkeit und eine konstante vegetative Wachstumsphase der Pflanzen.

Als Folge des konstanten Stickstoffstatus sollten die Pflanzen im Verlauf der Exposition mit konstanten relativen Raten wachsen: konstante relative Aufnahmeraten, Assimilationsraten, Allokationsraten für Stickstoff und Kohlenstoff und konstante Respirationsraten. Der Stickstoffstatus während der Exposition sollte sich am Ende der Exposition in der Stickstoffkonzentration und in der Biomasse der Pflanzen niederschlagen.

Unter diesem Blickwinkel werde ich zunächst die Expositionsbedingungen besprechen. Im Anschluß werden die Ergebnisse zu den untersuchten Zustandsgrößen und Prozessen im einzelnen diskutiert. Im Anschluß werde ich die Bedeutung der Ergebnisse für das Pflanzenwachstum und den CO₂-Düngeeffekt ansprechen.

6.1 Expositionsbedingungen

Stickstoffverfügbarkeit

Eine konstante Stickstoffverfügbarkeit ist gegeben, wenn die Konzentration von Stickstoff an der Oberfläche der Wurzelhärcchen im Verlauf der Zeit konstant ist. Da die Konzentration an der Wurzelhaaroberfläche durch die Konzentration in der Nährlösung, durch die Stickstoffaufnahme der Feinwurzeln und durch den Ausgleich des Konzentrationsgradienten durch Massenfluß und Diffusion bestimmt wird, bietet eine konstante Konzentration an Stickstoff in der Nährlösung allerdings nur eine begrenzte Kontrolle über die Stickstoffverfügbarkeit (Hellgren und Ingestad, 1996).

Um die Konzentration an der Oberfläche der Feinwurzeln und der Wurzelhärcchen so weit wie möglich konstant zu halten, haben wir die Pflanzen täglich mit Nährlösung in hohem Überschuß gegossen, so daß „verbrauchte“ Nährlösung im Bereich der Wurzelhärcchen durch frische Nährlösung ersetzt werden sollte.

Kohlenstoffverfügbarkeit

Voraussetzung für eine konstante Verfügbarkeit von Kohlenstoff waren konstante Bodenfeuchte, Temperatur und Strahlung. Die Bodenfeuchte war durch das tägliche Gießen im Verlauf der Experimente ständig im Bereich der Wassersättigung. Temperatur und Strahlung konnten in den Klimakammern im Phytotron eingestellt werden, wobei die Strahlung allerdings innerhalb der Kammern mit zunehmendem Abstand von den Lampen stark abnahm. Im Experiment auf der FACE-Anlage konnten Temperatur und Strahlung im Verlauf der Exposition nicht geregelt werden, waren aber einigermaßen konstant, da überwiegend heiteres bis sonniges Wetter herrschte (siehe Abbildung 4.2).

Entwicklungsphase der Pflanzen

Neben den konstanten Umweltbedingungen ist die gleichbleibende ontogenetische Entwicklungsstufe der Pflanzen eine Voraussetzung für Wachstum mit konstanten relativen Raten (Ågren, 1994). Sowohl die Bäume als auch *Chenopodium album* waren im Verlauf der Exposition als Jungpflanzen in rein vegetativer Phase einzustufen. Allerdings steigt der Anteil des Sprosses an der gesamten Biomasse mit steigender Größe der Pflanzen in der Regel an, so daß nicht auszuschließen ist, daß die Experimente von einer kontinuierlichen Veränderung der Allokation überlagert waren.

Der Umweltfaktor Raum

Am Ende der Exposition wiesen die Pflanzen aus den verschiedenen Düngestufen und CO₂-Konzentrationen sehr verschiedene Größen auf: mit höherer Düngestufe und höherer CO₂-Konzentration wurden die Pflanzen deutlich größer als die Pflanzen aus geringer Düngestufe und aktueller CO₂-Konzentration. Durch diese deutlichen Effekte bekommt der Umweltfaktor „Raum“ eine Bedeutung, sowohl im oberirdischen als auch im unterirdischen Bereich.

Im oberirdischen Bereich beeinflusste die unterschiedliche Größe der Pflanzen die Strahlung pro Blattfläche, die den Pflanzen für die Photosynthese zur Verfügung stand. Dieser Einfluß hatte zwei Aspekte: zum einen die Einstrahlung und zum anderen die Selbstbeschattung der Pflanzen.

Der Einfluß des Wachstums auf die Einstrahlung ist für das Experiment im Phytotron und FACE-Experiment verschieden zu bewerten. Im Phytotron war die räumliche Verteilung der Strahlung sehr heterogen: nahe an den Lampen ca. $500 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in der äußeren Ecke der Tische ca. $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Lichtsättigung der Netto-Photosynthese: $600\text{-}1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Lichtkompensationspunkt der Netto-Photosynthese: ca. $10 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ Larcher (1994)). Im Phytotron waren die oberen Bereiche der Pflanzen mit zunehmender Größe näher an den Lampen und empfingen dadurch eine deutlich höhere Strahlung als die entfernteren Pflanzenteile. Dieser Unterschied wirkte sich vor allem auf die unterschiedlichen Düngevarianten aus, da diese innerhalb der jeweiligen Kammer auf gleicher Höhe standen: in den höheren Düngevarianten wurden die Pflanzen größer und erhielten im Phytotron eine höhere Strahlung als niedrige Düngevarianten mit kleineren Pflanzen. Im FACE-Experiment spielte dieser Einfluß keine Rolle, da die Einstrahlung räumlich homogen verteilt war.

Daneben beeinflusste das Wachstum die Selbstbeschattung der Pflanzen: größere Pflanzen beschatteten sich selber stärker als kleinere Pflanzen: äußere Blätter erhielten eine hohe, innere Blätter eine geringe Strahlung pro Blattfläche. Der Anteil innerer Blätter nahm mit zunehmender Größe der Pflanzen zu.

Im unterirdischen Bereich begrenzte das Volumen der Töpfe den verfügbaren Wurzelraum. Der verfügbare Wurzelraum hat zwei Aspekte: zum einen die Nährstoffverfügbarkeit und zum anderen Nachbarschaftseffekte, die die Allokation beeinflussen.

In den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage wurden die Nährstoffe durch tägliches Gießen mit Nährlösung zur Verfügung gestellt. Die Konzentration der Nährstoffe an der Wurzelhaaroberfläche wurde durch die perkolierende Nährlösung täglich erneuert, so daß das begrenzte das Volumen der Töpfe wahrscheinlich keinen Einfluß auf die Nährstoffverfügbarkeit hatte.

Nachbarschaftseffekte können die Allokation von Stickstoff und Kohlenstoff in Wurzeln und Feinwurzeln aber durchaus mit zunehmender Pflanzengröße mehr und mehr beeinträchtigt haben (Tabelle 5.16 und 5.17).

Pflanzen mit höherer Stickstoffkonzentration im Gewebe waren immer auch größer als Pflanzen mit geringerer Stickstoffkonzentration. Der begrenzte Wurzelraum würde also die mit steigender Stickstoffkonzentration der Pflanzen beobachtete Verlagerung der Allokation von den unterirdischen zu den oberirdischen Organen verstärken.

Pflanzen in erhöhter CO_2 -Konzentration waren im Mittel größer als Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration. Vor allem in den Düngevarianten N5 und N25 scheint der begrenzte Wurzelraum die Allokation von Stickstoff und Kohlenstoff in Wurzeln und Feinwurzel unter erhöhter CO_2 -Konzentration stärker beeinträchtigt zu haben als in den Varianten unter aktueller CO_2 -Konzentration.

6.2 Zustandsgrößen

6.2.1 Stickstoffmenge

Die Düngung bestimmte in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage die Menge an Stickstoff, die die Pflanzen am Ende der Exposition aufgenommen hatten: Pflanzen in höheren Düngestufen nahmen durchweg mehr Stickstoff auf als Pflanzen in niedrigerer Düngestufe. Die CO₂-Konzentration modifizierte diesen Einfluß der Düngung, wobei Pflanzen in erhöhter CO₂-Konzentration im Mittel mehr Stickstoff aufnahmen als Pflanzen in aktueller CO₂-Konzentration.

Im Phytotron war der Einfluß von CO₂ auf die Stickstoffmenge der Pflanzen in den Düngestufen N5 und N25 deutlich ausgeprägt (+47% und +19%), während die Varianten mit geringem Stickstoffangebot (N0 und N1) nach Wachstum in erhöhtem CO₂ sogar etwas weniger Stickstoff enthielten als die Pflanzen aus normaler CO₂-Konzentration (-12% und -11%). Conroy (1992) beobachtete in einem Experiment mit *Eucalyptus grandis* eine geringere Aufnahme von Stickstoff unter erhöhtem CO₂ bei geringem Stickstoffangebot, bei höherem Stickstoffangebot war die Aufnahme unter erhöhtem CO₂ gesteigert.

Im FACE-Experiment wiesen alle Düngestufen eine Steigerung der Stickstoffaufnahme unter erhöhtem CO₂ auf, am stärksten ausgeprägt in Düngestufe N1 (+56%).

In der Literatur sind wenig direkte Angaben zum Einfluß der CO₂-Konzentration auf die Stickstoffmenge in den Pflanzen zu finden. In der Regel werden Trockengewicht und Stickstoffkonzentration angegeben. Um einen Überblick zu geben habe ich daher aus den Angaben in 15 Artikeln die Stickstoffmenge berechnet und die Ergebnisse in Tabelle 6.1 und 6.2 zusammengefaßt. Die Sammlung enthält Ergebnisse aus Experimenten an Bäumen, Kräutern und Gräsern, wobei unterschieden wird zwischen Kultur in Nährlösung und in Boden. Eine ausführlichere Darstellung befindet sich im Anhang C in den Tabellen C.1 bis C.6.

Die Literaturübersicht bestätigt für C₃-Pflanzen die Förderung der Stickstoffaufnahme bei Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration. Die C₄-Pflanze, die auch keine oder nur eine sehr begrenzte Förderung der Photosynthese unter erhöhter CO₂-Konzentration erfährt, wies keine Steigerung der Stickstoffmenge auf.

Das Stickstoffangebot scheint dabei den Einfluß der CO₂-Konzentration auf die Stickstoffmenge in den Pflanzen zu bestimmen. In Nährlösung gehaltene Pflanzen enthielten bei Wachstum unter erhöhtem CO₂ am Ende der Expositionsperiode 36% mehr Stickstoff als nach Wachstum unter normaler CO₂-Konzentration; bei Kultur in Boden enthielten die Pflanzen aus erhöhtem CO₂ 14% mehr Stickstoff. Die Ergebnisse der verschiedenen Experimente variierten dabei sehr stark : -16% bis +250% in Nährlösung (Griffin et al., 1995; Makino et al., 1997) ; -4% bis +116% in Boden (Schenk et al., 1995; Entry et al., 1998). In anderen Experimenten wurde nur ein geringer Einfluß von CO₂ auf die aufgenommene Menge an Stickstoff beobachtet (Norby et al., 1986a; Newbery et al., 1995; Fangmeier et al., 1997).

Pflanzen in erhöhter CO₂-Konzentration können nur dann mehr Stickstoff aufnehmen, wenn das Stickstoffangebot von den Pflanzen unter aktueller CO₂-Konzentration nicht vollständig ausgeschöpft wird. Dies ist bei Experimenten mit einer festgesetzten Menge an angebotem Stickstoff, z.B. Boden und Düngung, nicht unbedingt gegeben. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Pflanzen ein festgesetztes Stickstoffangebot bei aktueller CO₂-Konzentration nicht

vollständig ausschöpfen ist bei reichlichem Stickstoffangebot größer als bei geringem Angebot. So war in der Literaturübersicht die Steigerung der Stickstoffaufnahme durch erhöhtes CO₂ bei gutem Stickstoffangebot meist stärker ausgeprägt als bei geringem Angebot (Billes et al., 1993; Griffin et al., 1995; BassiriRad et al., 1996a; van Ginkel et al., 1997; Makino et al., 1997; Lutze, 1998; Zak et al., 2000).

Wenn allerdings die Pflanzen unter 360 ppmV CO₂ ein geringes Stickstoffangebot nicht vollständig ausnutzen, weil sie zum Beispiel das Bodenvolumen nicht vollständig durchwurzeln, so ist unter erhöhtem CO₂ auch bei geringem Stickstoffangebot eine Steigerung der Aufnahme möglich. Diese kann dann bei einer Berechnung als relative Steigerung deutlicher ausfallen als bei hohem Stickstoffangebot (Hocking und Meyer, 1991; Schenk et al., 1995; Entry et al., 1998).

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen:

- Die Stickstoffmenge in den Pflanzen wurde in erster Linie durch das Stickstoffangebot bestimmt
- Unter erhöhter CO₂-Konzentration nehmen die Pflanzen mehr Stickstoff auf als unter aktueller CO₂-Konzentration, wenn:
 - die Photosynthese unter erhöhter CO₂-Konzentration gesteigert ist,
 - das Angebot dieses ermöglicht.

Tabelle 6.1: Literaturdaten zum Einfluß einer Verdoppelung der aktuellen CO₂-Konzentration auf Stickstoffmenge, -konzentration und -allokation aus Experimenten mit Nährstoffversorgung über Nährlösung. Angabe als prozentuale Veränderung ($\Gamma_{CO_2} = 1 - (X_e/X_a) \cdot 100$). Die Stickstoffkonzentration ist auf das Trockengewicht bezogen. Variante: Konzentration der Nährlösung (mmol(N)·l⁻¹). Eine ausführlichere Darstellung der Ergebnisse findet sich in Anhang C ab Seite 237.

Stickstoffmenge, Konzentration und Allokation: Kultur in Nährlösung						
Art	Variante mmol(N)·l ⁻¹	Menge	Konz.	Allokation Wurzel	Blatt	Quelle
<i>Urtica dioica</i>		+80	±0	±0		(1)
<i>Plantago major</i>		+38	-16	+25		
<i>Triticum aestivum</i>	0.5	+76	-22	±0	-8	(2)
	2.5	+37	-39	+8	-11	
	6.0	+26	-40	+20	-30	
	12.0	+29	-37	+9	-36	
	25.0	+26	-37	+9	-33	
<i>Zea mays</i> (C ₄)	0.5	±0	±0	±0	±0	
	2.5	±0	±0	±0	±0	
	6.0	±0	±0	±0	±0	
	12.0	±0	±0	±0	±0	
	25.0	±0	±0	±0	±0	
<i>Oryza sativa</i>	0.5	-16		+12	-10	(3)
	2.0	+8		+3	-20	
	8.0	+8		+11	-16	
<i>Danthonia richardsonii</i> (*)	0.05	±0		+23		(4)
	0.2	±0		±0		
	0.5	+34		±0		
<i>Pinus taeda</i>	1.0	+22	-9	+38	-25	(5)
	3.5	+68	-14	+60	-33	
<i>Pinus ponderosa</i>	1.0	±0	-40	+21	-7	
	3.5	+250	+11	+33	-33	
<i>Pinus taeda</i>	1.0	+19		+37	-25	(6)
<i>Pinus ponderosa</i>	1.0	+37		+47	+8	
Mittelwert: (**)		+36	-24	+21	-21	

(1) Den Hertog et al. (1996)

(2) Hocking und Meyer (1991)

(3) Makino et al. (1997)

(4) Lutze und Gifford (1998)

(5) Griffin et al. (1995)

(6) BassiriRad et al. (1996b)

(*) Nährstoffangebot: 0.05, 0.2, 0.5 mg(N) Pfl.⁻¹ Tag⁻¹.

(**) Geometrisches Mittel, nicht berücksichtigt: *Zea mays* (C₄) und *Danthonia richardsonii*

Tabelle 6.2: Literaturdaten zum Einfluß von einer Verdoppelung der aktuellen CO₂-Konzentration auf Stickstoffmenge, -konzentration und -allokation aus Experimenten mit Stickstoffversorgung über Boden und Düngung. Angegeben als prozentuale Veränderung ($r_{CO_2} = 1 - (X_e/X_a) * 100$). Die Stickstoffkonzentration ist auf das Trockengewicht bezogen. Bezeichnung der Varianten: -N: nur Boden; +N: Boden und zusätzlich Düngung, Pfl.: Anzahl der Pflanzen pro Topf. Eine ausführlichere Darstellung der Ergebnisse findet sich in Anhang C ab Seite 237.

Stickstoffmenge, Konzentration und Allokation: Kultur in Boden						
Art	Variante	Menge	Konz.	Allokation		Quelle
				Wurzel	Blatt	
<i>Triticum aestivum</i>	-N	+45	-15	+22		(1)
	+N	+65	-1	±0		
<i>Lolium perenne</i>	-N	±0	-30	+22		(2)
	+N	+65	-13	+25		
<i>Lolium perenne</i>	36 Pfl.	+21	-22	+40		(3)
	25 Pfl.	+12	-25	+33		
	16 Pfl.	+18	-30	+42		
	9 Pfl.	-3	-8	-7		
	4 Pfl.	-4	-14	+5		
<i>Trifolium repens</i> (*)	36 Pfl.	+108	-12	±0		
	4 Pfl.	+116	-6	+7		
<i>Pinus palustris</i>	-N	+3	±0	±0	-22	(4)
	+N	-4	-33	-10	-9	
<i>Pinus palustris</i>	+N	+7	-26	+3	-9	(5)
<i>Quercus robur</i>	+N	+36	-8	+7	-8	(6)
<i>Quercus alba</i>	-N	+11	-50	+26	±0	(7)
<i>Castanea sativa</i>	-N	+3	-13	+46		(8)
	+N	+2	-32	±0		
<i>Populus tremuloides</i>	-N	+1	-12	+3	-12	(9)
	+N	+22	-18	+12	+3	
Mittelwert: (**)		+14	-19	+17	-6	
(1) Billes et al. (1993) (2) van Ginkel et al. (1997) (3) Schenk et al. (1995) (4) Entry et al. (1998) (5) Runion et al. (1999a) (6) Vivin et al. (1996) (7) Norby et al. (1986b) (8) el Kohen et al. (1992) (9) Zak et al. (2000) (*) Wahrscheinlich massive Stickstofffixierung (**) Geometrisches Mittel, nicht berücksichtigt: <i>Trifolium repens</i>						

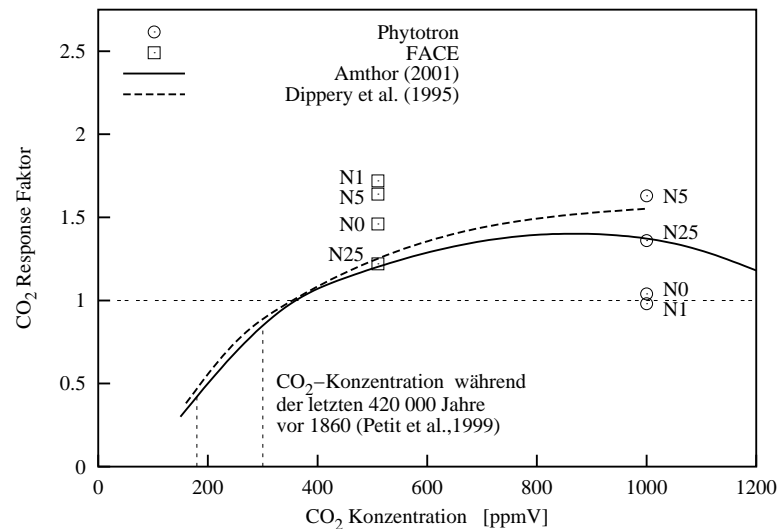


Abbildung 6.1: CO₂-Response-Faktoren für das Trockengewicht aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage im Vergleich zu den mittleren CO₂-Response-Faktoren aus Übersichtsartikeln zum Korntrag von Weizen (Amthor, 2001) und zum Trockengewicht von annuellen C₃-Pflanzen (Dippery et al., 1995). Im Bereich zwischen 330 und 1000 ppmV beruhen die mittleren CO₂-Response-Faktoren aus den Übersichtsartikeln auf vielen Experimenten, während sowohl über 1000 ppmV als auch unter 330 ppmV nur wenige Experimente zugrunde liegen. Markiert sind die minimalen und maximalen CO₂-Konzentrationen, die in den letzten 420 000 Jahren vor 1860 auf der Erde geherrscht haben: 180 ppmV bzw. 300 ppmV (Petit et al., 1999).

6.2.2 Trockengewicht

Sowohl im Phytotron als auch auf der FACE-Anlage war das Trockengewicht am Ende der Exposition in erster Linie durch die Düngung bestimmt und im Vergleich dazu nur moderat durch die CO₂-Konzentrationen der Luft beeinflusst.

Der deutliche Einfluß der Düngung im Vergleich zum Einfluß der CO₂-Konzentration ist verständlich, da die Düngestufen über die gesamte Spanne von fast keinem Angebot (N0) bis zu sehr reichlichem Angebot (N25) gespreizt waren. Die CO₂-Konzentrationen variierten hingegen auf relativ hohem Niveau, wenn man die Reaktion der Pflanze als Maßstab zugrunde legt (siehe Abbildung 6.1).

Die Bedeutung der CO₂-Konzentration

Im Verlauf von mehreren hundert Millionen Jahre sank die CO₂-Konzentrationen von über 7 000 ppmV auf Werte unter 300 ppmV ab (Berner, 1994; Robinson, 1994) um während der letzten 420 000 Jahre Werte von 300 ppmV nicht mehr zu überschreiten (Petit et al., 1999). In den Kälteperioden der Eiszeiten sank die Konzentration auf Werte um 180 ppmV, in den Warmzeiten stieg sie auf knapp 300 ppmV an. Seit der letzten Eiszeit bis zum Ende des neunzehnten Jahrhunderts lag die Konzentration bei 280 ppmV, um erst mit der Industrialisierung und den damit verbundenen anthropogen verursachten Emissionen auf heute in etwa 370 ppmV anzusteigen (IPCC, 2001).

Experimente mit verringerten CO₂-Konzentrationen in der Luft zeigen, daß das Wachstum von C₃-Pflanzen bei Konzentrationen unter 350 ppmV drastisch zurückgeht. Das Trockengewicht des C₃ Grases *Abutilon theophrasti* betrug nach Wachstum bei 150 ppmV CO₂ nur 8% des Trockengewichtes nach Wachstum bei 350 ppmV (Dippery et al., 1995). Weizen

Tabelle 6.3: Einfluß von CO₂ auf das Trockengewicht ($r_{CO_2, TG}$, angegeben in %) aus verschiedenen Reviews (oberer Block), aus Experimenten mit Bäumen (mittlerer Block) und aus Experimenten mit *Chenopodium album* (unterer Block). Die Experimente wurden bei verschiedenem Stickstoffangebot durchgeführt: +N symbolisiert ein gutes, –N ein geringes Stickstoffangebot.

Art	$r_{CO_2, TG}$ [%]		Quelle
	+N	–N	
Bäume	+31	+15	Curtis und Wang (1998)
Bäume	+71	+35	McGuire et al. (1995)
Bäume & <i>Chenopodium album</i>	+32	+30	Wullschleger et al. (1995)
Laubbäume	+68		Ceulemans und Mousseau (1994)
Nadelbäume	+38		Ceulemans und Mousseau (1994)
Bäume	+40		Eamus und Jarvis (1989)
<i>Quercus ilex</i>	+25		Polle et al. (2001)
<i>Quercus robur</i>	+140	+30	Maillard et al. (2001)
<i>Populus tremuloides</i>	+50	+26	Mikan et al. (2000)
<i>Populus tremuloides</i>	+38	+16	Zak et al. (2000)
<i>Picea sitchensis</i>	+42		Murray et al. (2000)
<i>Picea sitchensis</i>	+32	±0	Centritto et al. (1999a)
<i>Pinus palustris</i>	+35	±0	Runion et al. (1999b)
<i>Pinus palustris</i>	+42	±0	Entry et al. (1998)
<i>Alnus glutinosa</i>	+46		Vogel et al. (1997)
<i>Eucalyptus cladocalyx</i>	+98	+134	Gleadow et al. (1998)
<i>E. camaldulensis</i>	166	75	Wong et al. (1992)
<i>E. cypellocarpa</i>	210	85	Wong et al. (1992)
<i>E. pulverulenta</i>	218	158	Wong et al. (1992)
<i>E. pauciflora</i> ssp. <i>pauciflora</i>	139	212	Wong et al. (1992)
<i>Chenopodium album</i>	±0		Saebo und Mortensen (1998)
<i>Chenopodium album</i>	+15	+12	Kattge (1996)
<i>Chenopodium album</i>	±0		Hunt et al. (1991)
<i>Chenopodium album</i>	+59		Sage et al. (1989)
<i>Chenopodium album</i>	±0		Zangerl und Bazzaz (1984)

erzielte eine Steigerung des Korn-Ertrages um über 200% bei einer Steigerung der CO₂-Konzentration von 200 ppmV auf 350 ppmV (Mayeux et al., 1997). Die CO₂-Aufnahme von C₃-Pflanzen in einem Grasland nahm von 200 ppmV bis 550 ppmV in etwa linear mit steigender CO₂-Konzentration zu, wobei dieser Zusammenhang unter 370 ppmV deutlicher war als darüber (Mielnick et al., 2001). In einer Zusammenstellung von 159 Experimenten bei CO₂-Konzentrationen zwischen 140 und 10000 ppmV CO₂ nahm der Kornertrag von Weizen bei Wachstum unter 350 ppmV mit steigender CO₂-Konzentration deutlich zu, während die Steigerung bei Konzentrationen über 350 ppmV vergleichsweise gering ausfiel (Amthor (2001); siehe Abbildung 6.1).

Um einen Überblick über den Einfluß erhöhter CO₂-Konzentrationen auf das Trockengewicht von Bäumen und *Chenopodium album* zu geben habe ich die Ergebnisse aus einigen Übersichtsartikeln und Primärliteratur in Tabelle 6.3 aufgelistet, wobei die CO₂-Konzentration in der Regel gegenüber der aktuellen Konzentration verdoppelt wurde.

Curtis und Wang (1998) haben eine Übersicht über 508 Angaben zum Trockengewicht aus

79 Publikationen zu 59 Baumarten erstellt, in der sie unter anderem Arbeiten mit Arten der Gattung *Acacia*, *Eucalyptus*, *Alnus*, *Fagus*, *Quercus*, *Picea* und *Pinus* ausgewertet haben. Sie berechneten aus allen Experimenten eine mittlere Zunahme des Trockengewichtes bei Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration von 29% gegenüber Wachstum bei 350 ppmV, wobei die Spanne der Ergebnisse von –31% bis +284% reichte. Die Varianten mit hohem Stickstoffangebot wiesen eine mittlere Steigerung um 31% auf, die Varianten mit geringem Stickstoffangebot nur 15.5% Steigerung.

McGuire et al. (1995) ermittelten in einer Übersicht aus 77 Studien eine Steigerung um 71% durch verdoppelte CO₂-Konzentration bei guter Stickstoffversorgung und um 35% bei schlechter Stickstoffversorgung, was einer Reduktion des CO₂-Düngeeffektes durch geringes Stickstoffangebot um 50% entspricht. Wullschlegel et al. (1995) ermittelten aus 58 Studien 32% Steigerung bei guter Stickstoffversorgung ohne eine Reduktion durch geringes Stickstoffangebot zu beobachten.

Die mittlere Steigerung des Trockengewichtes durch erhöhte CO₂-Konzentrationen um 33% im Phytotron und 51% im FACE-Experiment lag also im Vergleich mit anderen Experimenten durchaus in dem zu erwartenden Bereich (siehe auch Abbildung 6.1). Die Tendenz, daß eine starke Zunahme des Trockengewichtes durch erhöhtes CO₂ an ein gutes Stickstoffangebot gekoppelt ist entspricht den im Phytotron beobachteten Ergebnissen: bei guter Stickstoffversorgung Steigerung um +74% (N5) und +40% (N25), bei geringem Stickstoffangebot nur +3% (N1) bzw. +13% (N0). Im FACE-Experiment hingegen wiesen die Pflanzen in Düngestufe N1 die größte relative Steigerung des Trockengewichtes durch erhöhtes CO₂ auf.

Der Zusammenhang von Stickstoffmenge und Trockengewicht

Sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment wiesen die Pflanzen, die die Stickstoffmenge unter erhöhter CO₂-Konzentration am deutlichsten steigern konnten, auch die deutlichste Steigerung des Trockengewichtes auf: im Phytotron waren dies die Pflanzen der Düngestufe N5, im FACE-Experiment die der Düngestufe N1. Dabei ist zu beachten, daß der Einfluß von CO₂ hierbei als relativer Wert im Verhältnis zur Variante unter aktueller CO₂-Konzentration angegeben wird. Die größte relative Steigerung im FACE-Experiment (Düngestufe N1) entsprach nicht der größten absoluten Steigerung (Düngestufe N25).

Denselben Zusammenhang beschreiben Berntson und Bazzaz (1998) als Ergebnis eines Experimentes mit einer Pflanzengemeinschaft aus elf annuellen Arten. Die Pflanzen, die gegenüber aktueller CO₂-Konzentration ihre Stickstoffmenge unter erhöhter CO₂-Konzentration am stärksten steigern konnten, steigerten auch ihr Wachstum am stärksten. Dies führte bei einer Steigerung der Stickstoffmenge und des Trockengewichtes der Pflanzen insgesamt zu einer Verschiebung der Biomasseanteile der einzelnen Arten innerhalb der Gemeinschaft.

Die größte Steigerung der Stickstoffmenge und damit der Biomasse trat in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage bei den mittleren Düngestufen auf. Bei extremem Stickstoffmangel und bei sehr hohem Stickstoffangebot fiel die relative Steigerung der Stickstoffmenge und der Biomasse durch erhöhte CO₂-Konzentrationen geringer aus. Dies entspricht Ergebnissen in einer Untersuchung von Johnson et al. (1998).

Johnson et al. (1998) ermittelten in einer Zusammenfassung von Ergebnissen aus elf Experimenten mit *Pinus ponderosa* und *Pinus taeda* die größte relative Steigerung des Wachstums bei „moderatem Stickstoffdefizit“. Sowohl bei extremem Stickstoffmangel als auch bei

gutem Stickstoffangebot oder Überangebot fiel die relative Wachstumssteigerung durch erhöhte CO₂-Konzentrationen geringer aus. Die geringere Steigerung bei extrem geringerem Stickstoffangebot kann man auf den ausgeprägten Stickstoffmangel zurückführen: die Pflanzen in erhöhtem CO₂ konnten gegenüber den Vergleichspflanzen nicht mehr Stickstoff aufnehmen, da das Angebot begrenzt war und die Stickstoffkonzentration im Gewebe auch bei den Vergleichspflanzen schon gering war. Bei ausgesprochen hohem Stickstoffangebot kann die Strahlung den CO₂-Effekt begrenzen, da sich die Pflanzen bei beschleunigtem Wachstum stärker beschatten.

Bedeutung des Umweltfaktors „Raum“

Die Pflanzen in Düngestufe N0 und N1 im Phytotron wiesen keine bzw. nur eine geringe Wachstumsförderung unter erhöhter CO₂-Konzentration auf (siehe Abbildung 6.1). Im Vergleich zu den Pflanzen in Düngestufe N5 und N25 blieben sie klein und waren daher weiter von den Lampen entfernt als die oberen Bereiche der großen Pflanzen in Düngestufe N5 und N25. Im Phytotron nahm die Einstrahlung mit zunehmender Entfernung von den Lampen stark ab. Daher erhielten die Pflanzen in Düngestufen N0 und N1 im Phytotron nur eine geringe Einstrahlung. Bei geringer Strahlung ist der Einfluß der CO₂-Konzentration auf die Photosynthese jedoch gering. Dies zeigt sich auch in der im Vergleich zu den Düngestufen N5 und N25 relativ geringen Steigerung der Kohlenhydratkonzentrationen. Die Lichtlimitation durch sehr geringe Einstrahlung kann für die Pflanzen in Düngestufe N0 und N1 also neben der Stickstofflimitation eine weitere Erklärung für die fehlende bzw. geringe Wachstumsförderung darstellen.

Auch die im Vergleich zu Düngestufen N0, N1 und N5 geringe relative Wachstumsförderung der Variante N25 im FACE-Experiment kann durch räumliche Effekte erklärt werden: Selbstbeschattung und Wurzelraumbegrenzung. Die Pflanzen in N25 wurden auch in aktueller CO₂-Konzentration deutlich größer als die Pflanzen in den geringeren Düngestufen. Daher hatte bei ihnen der Effekt der Selbstbeschattung und des begrenzten Wurzelraumes bei einer weiteren Wachstumsförderung durch die erhöhte CO₂-Konzentration einen stärkeren Einfluß als bei den kleineren Pflanzen aus Düngestufe N0, N1 und N5.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

- Angaben aus der Literatur zeigen, daß die Steigerung des Trockengewichtes von C₃-Pflanzen bei CO₂-Konzentrationen unterhalb der aktuellen CO₂-Konzentration in etwa proportional zur Steigerung der CO₂-Konzentration ist. Oberhalb der aktuellen CO₂-Konzentration geht die Steigerung des Trockengewichtszuwachses in eine Sättigung über, die in etwa bei 1000 ppmV erreicht wird (Dippert et al., 1995; Amthor, 2001).
- Der Zuwachs an Trockengewicht war in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage in etwa proportional zur Steigerung der Stickstoffmenge in den Pflanzen. Die Veränderung der Stickstoffkonzentration spiegelte sich in einer Parallelverschiebung dieser Proportionalität wider. Damit war der Einfluß der CO₂-Konzentration auf das Trockengewicht eng an die Stickstoff bzw. Nährstoffverfügbarkeit gekoppelt:

- Wenn Pflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration die Stickstoffaufnahme nicht steigern konnten, z.B. bei sehr geringer Stickstoffverfügbarkeit (N0) wurde der Trockengewichtszuwachs durch den verfügbaren Stickstoff begrenzt.
- Wenn die Pflanzen bei geringer bis mittlerer Nährstoffverfügbarkeit in erhöhter CO₂-Konzentration die Stickstoffaufnahme gegenüber Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration steigern konnten wiesen sie auch große relative Steigerungen des Trockengewichtes auf: räumliche Faktoren (Wurzelraum, Selbstbeschattung) begrenzten das Wachstum (noch) nicht so stark.
- Bei hoher Nährstoffverfügbarkeit wurden die Pflanzen auch unter aktueller CO₂-Konzentration groß. Eine weitere Steigerung des Trockengewichtes wurde durch räumliche Faktoren begrenzt (Wurzelraum, Selbstbeschattung).

Die Ergebnisse bestätigen den engen Zusammenhang von Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen: je stärker die Pflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zu Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration die aufgenommene Stickstoffmenge steigern konnten, umso deutlicher war die Steigerung des Trockengewichtes. Der Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf die Stickstoffproduktivität war demgegenüber gering.

6.2.3 Kohlenhydratkonzentration

In der Arbeit habe ich die Konzentration an Glucose, Fructose, Saccharose und Stärke in jungen, aber ausgewachsenen Blättern untersucht. Die vier Kohlenhydrate haben unterschiedliche Funktionen im Stoffwechsel der Pflanzen. Sie lagen dementsprechend in verschiedenen hohen Konzentrationen vor und wurden unterschiedlich durch Stickstoffangebot und CO₂-Konzentration beeinflusst.

Glucose und Fructose

Glucose und Fructose dienen als Substrat der Respiration, Strukturbildner und regulatorisch wirksame Substanzen. Sie wiesen sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment im Vergleich zu Saccharose und Stärke geringe Konzentrationen auf. Die Konzentrationen waren unabhängig vom Stickstoffangebot und von der Stickstoffkonzentration in den Blättern. Wiemken und Ineichen (2000) haben an *Picea abies* ebenfalls eine Unabhängigkeit der Glucose und Fructose Konzentrationen im Blatt von der Stickstoffkonzentration ermittelt. Dieses Ergebnis bedeutet zum einen, daß das Verhältnis von Glucose und Fructose zu Stickstoff bei geringen Stickstoffkonzentrationen stark anstieg und zum anderen, daß das Verhältnis von Stickstoff zu Glucose und Fructose proportional zum Verhältnis von Stickstoff zu Trockengewicht war. Ein erhöhte CO₂-Konzentration hatte höhere Konzentrationen an Glucose und Fructose zur Folge.

Saccharose

Saccharose ist eine bedeutende Transportform für Kohlenhydrate und hat daneben regulatorische Wirkungen im Stoffwechsel der Pflanzen. Neben Saccharose waren in den untersuchten Pflanzen keine erheblichen Konzentrationen an anderen Transport-Kohlenhydraten zu messen.

Die Konzentration an Saccharose stieg mit der Stickstoffversorgung und damit auch mit der Stickstoffkonzentration in den Blättern an, ähnlich beschrieben von Nakano et al. (1997)

für Reis. Abgesehen von Blättern mit sehr geringer Stickstoffkonzentration blieb das Verhältnis von Saccharose zu Stickstoff dadurch in etwa konstant. Der Anstieg der Saccharosekonzentration mit zunehmender Stickstoffkonzentration ist daher wahrscheinlich dadurch verursacht, daß die Stoffwechselaktivität pro Trockengewicht mit zunehmender Stickstoffkonzentration zunahm.

Unter erhöhter CO₂-Konzentration war die Konzentration an Saccharose in Blättern aus dem Phytotron bei geringem Stickstoffangebot verringert, bei hohem Stickstoffangebot jedoch höher als bei aktueller CO₂-Konzentration. Im FACE-Experiment stieg sie in allen Düngevarianten deutlich an. Die höhere Einstrahlung, die die hohen Düngevarianten im Phytotron und die Pflanzen im FACE-Experiment erhielten, könnte für diesen Unterschied verantwortlich sein, da sich eine Steigerung der CO₂-Konzentration bei höherer Strahlung stärker auf die Photosynthese und damit auf die Saccharose-Produktion auswirkt als bei geringer Strahlung. Die höhere Saccharose Konzentration kann sowohl eine Voraussetzung für eine höhere Exportrate als auch Zeichen für einen Kohlenhydrat-Rückstau im Blatt sein (Baxter und Farrar, 1999).

Der Export von Kohlenhydraten aus den Parenchymzellen der Blätter in das Phloem wird in erster Näherung durch zwei physiologische Typen beschrieben: apoplastische und symplastische Belader. Bei den apoplastischen Beladern wird Saccharose über das Plasmalemma der Parenchymzellen in den Apoplasten abgegeben und von dort in das Phloem aufgenommen. Abgabe und Aufnahme sind aktive Transportvorgänge, an denen Transportenzyme beteiligt sind, deren Umsatzrate von der Saccharosekonzentration mit Michaelis-Menten-Kinetik beeinflusst wird. Bei symplastischen Beladern diffundiert Saccharose durch Plasmodesmata in das Phloem. Diese Diffusion wird wahrscheinlich durch eine Konzentrationsdifferenz zwischen Parenchymzelle und Phloem angetrieben (Körner et al., 1995; van Bel, 1996; Lemoine, 2000).

Eine hohe Saccharosekonzentration im Blatt kann Zeichen für einen Saccharose-Rückstau sein, wenn entweder die Photosynthese die Kapazität der Phloembeladung übersteigt oder wenn die Phloembeladung gedrosselt ist, weil auf der Entladungsseite Senken für Kohlenhydrate fehlen (Körner et al., 1995). Eine Exportbegrenzung durch begrenzte Phloembeladung scheint in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage ausgeschlossen, da Pflanzen die Kapazität der Phloembeladung schnell und gut an die Photosyntheseraten anpassen (Cure et al., 1991; Grodzinski et al., 1998; Leonardos und Grodzinski, 2000). Eine Senkenlimitation des Exports scheint ebenfalls ausgeschlossen, da die Saccharosekonzentration unter erhöhten CO₂-Konzentrationen überwiegend bei hohem Stickstoffangebot gegenüber den Saccharosekonzentrationen bei aktueller CO₂-Konzentration erhöht war.

Daher nehme ich an, daß die höheren Saccharosekonzentrationen in Blättern aus erhöhten CO₂-Konzentration gegenüber Blättern aus aktueller CO₂-Konzentration ein Zeichen für höhere Exportaktivität waren. Dazu passen die Ergebnisse der Trockengewichte. Die Varianten, bei denen die Saccharosekonzentration unter erhöhter CO₂-Konzentration höher war als unter aktueller CO₂ Konzentration wiesen einen positiven Düngeeffekt auf (Phytotron N25, FACE), Varianten mit geringerer Saccharosekonzentration zeigten keinen positiven Düngeeffekt (Phytotron N0 und N1).

Stärke

Stärke reichert sich bei einem ausgeglichenen Verhältnis von Kohlenhydrat-Produktion und -Export im Verlaufe des Tages im Blatt an und wird Nachts abgebaut. Wenn über längere

Zeit ein Überschuß an Kohlenhydrat-Produktion herrscht akkumuliert Stärke in den Blättern (Schulze et al., 1991; Grimmer et al., 1999).

In den Experimenten im Phytotron stieg die Konzentration an Stärke mit abnehmender Düngestufe und war unter erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber aktueller CO₂-Konzentration erhöht.

Vergleich mit der Literatur

In den Angaben der Literatur wird häufig nicht zwischen den verschiedenen Kohlenhydraten unterschieden sondern nur die Summe der Konzentration an löslichen Kohlenhydraten bzw. an löslichen Kohlenhydraten und Stärke im Blatt angegeben. Die Summe der Konzentrationen aus löslichen Kohlenhydraten und Stärke im Blatt scheint in engem Zusammenhang mit der CO₂-Konzentration der Atmosphären zu stehen: eine steigende CO₂-Konzentration hatte in einem Experiment von Allen et al. (1998) im Bereich von 160 bis 990 ppmV eine steigende Konzentration an Kohlenhydraten zur Folge. Poorter et al. (1997) ermittelten in einer Zusammenstellung von Experimenten an 27 C₃-Arten eine Steigerung der Konzentration an löslichen Kohlenhydraten von 31 auf 46 mg g⁻¹, eine Steigerung der Konzentration an Stärke von 104 auf 161 mg g⁻¹. Curtis und Wang (1998) ermittelten in einem Review eine Steigerung der Stärkekonzentration durch erhöhte CO₂-Konzentration um 70%. Viele weitere Experimente mit erhöhten CO₂-Konzentrationen hatten eine erhöhte Konzentration an Kohlenhydraten zur Folge: Experimenten mit landwirtschaftlichen Nutzpflanzen (Sritharan et al., 1992; Smart et al., 1994; Sgherri et al., 1998; Miglietta et al., 1998; Reddy et al., 1998; Sims et al., 1998), Bäumen (Wong et al., 1992; Wurth et al., 1998; Roberntz und Stockfors, 1998; Tognetti et al., 1998; Schortemeyer et al., 1999; Runion et al., 1999b) mit und ohne Senkenlimitation durch Abschneiden der Sprosse (Martinez-Carrasco, 1993; Fischer et al., 1997) oder CO₂-Erhöhung an einzelnen Zweigen (Wurth et al., 1998); auch bei langfristigem Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration (Körner und Miglietta, 1994).

Setzt sich diese unter erhöhten CO₂-Konzentrationen höhere Konzentration an Kohlenhydraten im Blatt in die anderen Organe fort und kann sich dort auf die Prozesse des Stoffwechsels auswirken? In den meisten Angaben, die ich in der Literatur gefunden habe waren die Konzentrationen an Kohlenhydraten in den anderen Organen, insbesondere in den Wurzeln (inkl. Feinwurzeln) unter erhöhten CO₂-Konzentrationen etwas weniger erhöht als im Blatt (BasiriRad et al., 1996a; Runion et al., 1999b; Sritharan et al., 1992; Wong et al., 1992; Centritto et al., 1999b). In zwei Untersuchungen war die Konzentration von Stärke und löslichen Kohlenhydraten im Sproß und in den Wurzel unter erhöhter CO₂-Konzentration nicht verändert (Allen et al., 1998; Schortemeyer et al., 1999).

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen:

- Eine erhöhte CO₂-Konzentration der Atmosphäre hat in der Regel eine erhöhte Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke in den Blättern zur Folge, die sich mehr oder weniger ausgeprägt auf die anderen Organe überträgt.
- Die Konzentration an Glucose und Fructose im Blatt wurde in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage nicht durch die Stickstoffdüngung, aber durch die CO₂-Konzentration der Atmosphäre beeinflusst.

- Die Konzentration an Saccharose im Blatt stieg in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage mit der Stickstoffkonzentration der Blätter und war unter erhöhter CO₂-Konzentration erhöht. Sie war eher als Indiz für die Exportrate einzustufen als für einen Rückstau der Kohlenhydrate im Blatt:
 - eine Variation der Düngestufen veränderte das Verhältnis von Saccharose zu Stickstoff nicht, die Exportrate an Saccharose pro Stickstoff ist somit als konstant anzunehmen,
 - eine erhöhte CO₂-Konzentration weitete das Verhältnis von Saccharose zu Stickstoff im Blatt, die Exportrate an Saccharose pro Stickstoff ist als erhöht anzunehmen.
- Die Konzentration an Stärke im Blatt war in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage als Indiz für das Verhältnis von Quellenstärke zu Senkenstärke für Kohlenhydrate einzustufen:
 - eine geringere Düngung verringerte die Senkenstärke,
 - eine erhöhte CO₂-Konzentration erhöhte die Quellenstärke,

beides führte zu höherer Konzentration an Stärke im Blatt.

6.2.4 Stickstoffkonzentration

Stickstoffkonzentration im Blatt und in den anderen Organen

Die Stickstoffkonzentration in den Pflanzen am Ende des Experiments habe ich als Stellvertreter für das Verhältnis der mobilen löslichen Stickstoffverbindungen zu den mobilen löslichen Kohlenstoffverbindungen, Stickstoffstatus, angenommen.

In den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage wurde die Stickstoffkonzentration der Pflanzen weitaus stärker durch die Stickstoffverfügbarkeit in der Nährlösung beeinflusst als durch die CO₂-Konzentration der Atmosphäre. Im Vergleich der extremen Düngestufen N0 und N25 wurde die Stickstoffkonzentration der verschiedenen Organe sowohl im Phytotron als auch im FACE-Experiment in etwa verdoppelt, wobei der Einfluß auf alle Organe in etwa gleich stark ausgeprägt war.

Unter erhöhten CO₂-Konzentrationen war die Stickstoffkonzentration im Mittel um 12% geringer als unter normaler CO₂-Konzentration. Dieser Effekt war allerdings nur für die Blätter deutlich ausgeprägt (–17% im Phytotron, –15% im FACE-Experiment). Die anderen Organe waren wenig beeinflusst (±0 bis –5%).

Zum Einfluß des Wachstums unter erhöhten CO₂-Konzentrationen auf die Stickstoffkonzentration im Blatt sind in der Literatur viele Arbeiten zu finden, die mit wenigen Ausnahmen die Beobachtung bestätigen, daß erhöhte CO₂-Konzentrationen die Stickstoffkonzentration deutlich verringern. Curtis und Wang (1998) ermitteln in einer Übersicht über 79 Artikel eine Reduktion der Stickstoffkonzentration um 16.4%. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen (Amthor, 1994; Wullschleger et al., 1994; Medlyn et al., 1999) in ihren Übersichtsartikeln.

In Tabelle 6.4 ist der Einfluß erhöhter CO₂-Konzentrationen auf die Stickstoffkonzentration in den verschiedenen Organen der Pflanze aus sieben Publikationen zusammengefaßt. Im Mittel verringerte eine erhöhte CO₂-Konzentration die Stickstoffkonzentration in allen Organen. Am deutlichsten ist wiederum der Einfluß auf die Stickstoffkonzentration im Blatt

(im Mittel –20%). Die Ergebnisse für das Blatt streuen darüber hinaus relativ wenig, mit einer Ausnahme: BassiriRad et al. (1996b) *Pinus taeda* +4%. Der Einfluß des erhöhten CO₂ auf die Stickstoffkonzentration der anderen Organe fällt geringer aus und streut zwischen den einzelnen Experimenten stärker.

Einen deutlichen Einfluß von erhöhten CO₂-Konzentrationen auf die Stickstoffkonzentration im Blatt und geringeren Einfluß auf die anderen Organe haben ebenfalls McGuire et al. (1995) und Johnson et al. (1998) in Übersichtsartikeln und Farage et al. (1998) in einem Experiment mit Weizen ermittelt.

Einfluß unterschiedlicher Düngung auf die Reaktion gegenüber CO₂

In den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage nahm der Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf die Stickstoffkonzentration der Blätter mit steigendem Stickstoffangebot in der Nährlösung ab.

Die Bedeutung des Nährstoffangebotes für den Einfluß einer erhöhten CO₂-Konzentration während des Wachstums auf die Stickstoffkonzentration in Pflanzen verdeutlichten Farage et al. (1998). Sie verglichen dabei die Auswirkung einer verdoppelten CO₂-Konzentration auf die Stickstoffkonzentration in Weizen bei unterschiedlicher Art und Höhe des Nährstoffangebotes: zum einen Kultur in Nährlösung mit im Verlauf der Zeit exponentiell wachsender Stickstoffmenge in der Nährlösung, zum anderen Kultur in Sand mit zusätzlicher unregelmäßiger Düngung. Die Ergebnisse des Experiments sind in Tabelle 6.5 angegeben.

In diesem Experiment wiesen die Pflanzen bei gleichem Nährstoffangebot unter erhöhter CO₂-Konzentration geringere Stickstoffkonzentrationen im Blatt auf als unter aktueller CO₂-Konzentration, auch wenn sich das Stickstoffangebot im optimalen Bereich befand (Nährlösung +N). Bei einem kontinuierlichen und an den Bedarf der Pflanzen angepaßten Stickstoffangebot (Nährlösung mit exponentiell steigender Stickstoffmenge) fiel die Verringerung der Stickstoffkonzentration unter erhöhter CO₂-Konzentration geringer aus als bei nicht kontinuierlichem geringem Nährstoffangebot (Sand; Variante -N).

In Anhang E sind die Ergebnisse eines einfachen Modells zum Pflanzenwachstum auf der Basis von Kohlenstoff- und Stickstoffverfügbarkeit vorgestellt, die u.a. die Ergebnisse aus dem Experiment von Farage et al. (1998) verdeutlichen.

Langfristige Effekte

Diese Ergebnisse sind aus Experimenten mit einer Expositionsdauer unter einem Jahr abgeleitet. Bei langfristiger Exposition unter erhöhter CO₂-Konzentration über mehrere Jahre hinweg scheinen Bäume in der Lage zu sein Stickstoff- und Kohlenstoffassimilation soweit zu harmonisieren, daß die Stickstoffkonzentration der Blätter unter erhöhter CO₂-Konzentration nur wenig geringer ist als unter aktueller CO₂-Konzentration (Penuelas, 1997; Penuelas et al., 2001).

Stickstoffkonzentration pro Blattfläche und spezifische Blattfläche

Bei all diesen Angaben ist die Stickstoffkonzentration auf das Trockengewicht bezogen. Ich habe die Stickstoffkonzentration zusätzlich auf die Blattfläche bezogen. Die Stickstoffkonzentration pro Blattfläche war bei Blättern aus erhöhter CO₂-Konzentration nur wenig verringert gegenüber Blättern aus aktueller CO₂-Konzentration. Das stimmt genau mit den Ergebnissen von Medlyn et al. (1999) überein.

Tabelle 6.4: Literaturdaten zum Einfluß einer Verdoppelung der aktuellen CO₂-Konzentration auf die Stickstoffkonzentration in den Organen Sproß (Sp.), Blatt (Bl.), Wurzel (W.) und Feinwurzel (Fw.), bezogen auf das Trockengewicht. Angegeben als prozentuale Veränderung ($\Gamma_{CO_2} = 1 - (X_e/X_a) * 100$). Bezeichnung der Varianten: -N: geringes Stickstoffangebot; +N: hohes Stickstoffangebot. Eine ausführlichere Darstellung der Ergebnisse findet sich in Anhang C ab Seite 237.

Stickstoffkonzentration in Sproß, Blatt, Wurzel und Feinwurzel							
Art	Variante	Sp.	Bl.	W.	Fw.	Ges.	Quelle
<i>Pinus taeda</i>	-N	+40	-17	-23		-22	(1)
	+N	+17	-25	-6		-21	
<i>Pinus ponderosa</i>	-N	-34	-28	-25		-31	
	+N	+5	-15	+17		-9	
<i>Pinus taeda</i>		+43	+4	+30	+6	-11	(2)
<i>Pinus ponderosa</i>		-34	-28	-25		-31	
<i>Pinus palustris</i>	-N	+35	-5	+11	-11	±0	(3)
	+N	-36	-25	-33	-41	-33	
<i>Pinus palustris</i>	+N	-22	-18	-25	-37	-24	(4)
<i>Quercus robur</i>		-3	-18	-12	-4	-12	(5)
<i>Quercus alba</i>		-27	-9	-51	-17	-51	(6)
<i>Castanea sativa</i>	-N	-11	-41	-21	-16	-13	(7)
	+N	-19	-26	-32	-28	-23	
<i>Populus tremuloides</i>	-N	-7	-19	+10	-16	-12	(8)
	+N	-6	-15	-36	-23	-18	
Mittelwert: (**)		-7	-20	-17	-18	-19	
(1) Griffin et al. (1995) (2) BassiriRad et al. (1996b) (3) Entry et al. (1998) (4) Runion et al. (1999a) (5) Vivin et al. (1996) (6) Norby et al. (1986b) (7) el Kohen et al. (1992) (8) Zak et al. (2000) (**) Geometrisches Mittel							

Die Ursache für dieses Ergebnis lag in dem Zusammenhang von Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht und spezifischer Blattfläche: je geringer die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht, desto geringer war die spezifische Blattfläche. Die erhöhte CO₂-Konzentration hatte auf diesen Zusammenhang keinen Einfluß: bei gleicher Stickstoffkonzentration wiesen die Blätter aus den verschiedenen CO₂-Varianten annähernd die gleiche

Tabelle 6.5: Literaturdaten zur Stickstoffkonzentration in Weizen aus einem Experiment von Farage et al. (1998) mit 330 ppmV, 660 ppmV CO₂ und Nährstoffversorgung über Nährlösung mit exponentiell wachsender Stickstoffmenge (nach Ingestad und Lund (1986)) sowie Nährstoffversorgung bei Wachstum in Sand mit Düngung. Angabe des Einflusses der CO₂-Konzentration als prozentuale Veränderung ($\Gamma_{CO_2} = 1 - (X_e/X_a) * 100$). +N optimale Nährstoffversorgung, -N geringe Nährstoffversorgung, Bl., Sp. und W. bezeichnen Blatt, Sproß und Wurzel (Farage et al., 1998).

	330 ppmV			660 ppmV			Γ_{CO_2}		
	Sp.	Bl.	W..	Sp.	Bl.	W.	Sp.	Bl.	W.
Nährlösung mit exponentiell wachsender Stickstoffmenge:									
-N	39.3	55.6	35.7	39.7	52.2	36.6	+5	-4	+2
+N	59.1	66.1	50.1	54.4	60.3	48.2	-8	-10	-4
Sand mit Düngung:									
-N		28.8			17.2			-40	
+N		57.1			54.4			-5	

spezifische Blattfläche auf. Der restliche Unterschied konnte durch die höhere Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke in Blättern aus erhöhter CO₂-Konzentration erklärt werden (Tabelle 5.13 in Verbindung mit Tabelle 5.12, siehe auch Roumet et al. (1999)). Der Unterschied der spezifischen Blattfläche zwischen Blättern aus aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration konnte somit für die untersuchten Blätter vollständig durch den Einfluß der geringeren Stickstoffkonzentration und durch die höhere Konzentration an löslichen Kohlenhydraten erklärt werden.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen:

- Einfluß unterschiedlicher Düngestufen:
 - starker Einfluß auf die Stickstoffkonzentration
 - in allen Organen ähnlicher Einfluß
- Einfluß einer erhöhten CO₂-Konzentration:
 - Blatt:
 - * deutliche Reduktion der Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht
 - * geringe Reduktion der Stickstoffkonzentration pro Blattfläche
 - andere Organe:
 - * Die Verringerung der Stickstoffkonzentration unter erhöhten CO₂-Konzentrationen scheint in den anderen Organen weniger deutlich und weniger einheitlich zu sein als die Verringerung der Stickstoffkonzentration pro Blatt-trockengewicht.
- Die spezifische Blattfläche im Experiment im Phytotron war durch die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht bestimmt. Die CO₂-Konzentration hatte keinen Einfluß.

Der Einfluß einer erhöhten CO_2 -Konzentration auf die Stickstoffkonzentration im Blatt scheint bei den verschiedenen Pflanzenarten mit C_3 -Stoffwechsel relativ einheitlich und in Bezug auf die unterliegenden Mechanismen im wesentlichen gut verstanden zu sein (Stitt und Krapp, 1999; Fangmeier und Jäger, 2001). Die Veränderungen der Stickstoffkonzentrationen in den anderen Organen scheint weniger einheitlich zu sein - sie sind darüberhinaus weniger intensiv untersucht und weniger gut verstanden. Vor dem Hintergrund, daß sich in ausgewachsenen Bäumen der größte Anteil von Stickstoff und Kohlenstoff im Holz des Stammes und der Wurzeln befindet scheint die Untersuchung des Einflusses von erhöhten CO_2 -Konzentrationen auf die Stickstoffkonzentration des Holzes von besonderer Bedeutung (Johnson et al., 1998).

Betrachtet man die Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht als Indiz für den Stickstoffstatus der Pflanzen, so kann man schließen, daß der Stickstoffstatus der Pflanzen sowohl durch die Düngevarianten als auch durch die CO_2 -Konzentrationen beeinflusst wurde. Daneben haben die Ergebnisse der Zustandsgrößen gezeigt, daß im Phytotron und FACE-Experiment die Stickstoffdüngung den Stickstoffstatus der Pflanzen innerhalb der gesamten Pflanzen in den verschiedenen Organen in etwa gleich stark beeinflusst hat. Eine erhöhte CO_2 -Konzentration wirkte sich hingegen in diesen Experimenten und in Angaben aus der Literatur stärker auf den Stickstoffstatus der Blätter als auf den Stickstoffstatus der anderen Organe aus. Dies entspricht dem Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentration auf die Konzentration an Kohlenhydraten: durchgehend starke Erhöhung im Blatt, weniger starke und nicht immer beobachtete Erhöhung in den anderen Organen.

Unter erhöhter CO_2 -Konzentration war die Konzentration an Kohlenhydraten höher und die Stickstoffkonzentration im Gewebe verringert gegenüber Wachstum unter aktueller CO_2 -Konzentrationen – ein Indiz dafür, daß das Verhältnis der löslichen Stickstoffverbindungen zu den löslichen Kohlenstoffverbindungen während der Exposition unter erhöhter CO_2 -Konzentration zugunsten der löslichen Kohlenstoffverbindungen verschoben war.

Berücksichtigt man beide Aspekte des Stickstoffstatus: das Verhältnis von stickstoffhaltigen und kohlenstoffhaltigen Verbindungen zueinander und die Menge bzw. die Konzentration dieser Verbindungen, so kann man vermuten, daß Pflanzen die unter erhöhter CO_2 -Konzentration gewachsen sind, bei gleichem Verhältnis der Verbindungen zueinander ein höheres Niveau der Konzentrationen aufwiesen - die Pools der mobilen Verbindungen waren wahrscheinlich größer als bei den Pflanzen in aktueller CO_2 -Konzentration. Dies äußerte sich in höheren Wachstumsraten und deutlich größeren Pflanzen am Ende der Exposition.

Wie wirkten sich nun diese Änderungen des Stickstoffstatus auf die untersuchten Prozesse aus? Waren die Prozesse zusätzlich durch das Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration beeinflusst?

6.3 Prozeßstudien

Wie wirkten sich nun diese Änderungen des Stickstoffstatus auf die untersuchten Prozesse aus? Waren die Prozesse zusätzlich durch das Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration beeinflusst? Vor diesem Hintergrund sollen die Ergebnisse aus den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage für Parameter der Prozesse Stickstoffaufnahme, Stickstoffallokation, Regulation der Stomatakonduktanz, Photosynthese und Respiration diskutiert werden.

6.3.1 Aufnahme von Stickstoff

Die relative Aufnahmerate für Stickstoff beschreibt im Modell die Aufnahmerate von Stickstoff aus der Nährlösung pro Stickstoff in den Feinwurzeln.

In den Experimenten stieg die relative Aufnahmerate für Stickstoff erwartungsgemäß bei geringen Stickstoffkonzentrationen in der Nährlösung an, um bei hohen Konzentrationen in eine Sättigung überzugehen (Abbildung 5.23). Diese Sättigungskinetik der Aufnahmerate entspricht der Annahme, daß die Aufnahme ein aktiver, enzymatisch katalysierter Prozeß ist, sie spiegelt die Sättigung der Transportenzyme mit steigender Substratkonzentration wider (BassiriRad et al., 2001). Bei den Bäumen im Phytotron war diese Sättigung bei einer Stickstoffkonzentration von 5 mmol l^{-1} erreicht. Bei *Chenopodium album* im FACE-Experiment stieg die Aufnahmerate auch bei dem Übergang zu 25 mmol l^{-1} noch an, wobei bei 25 mmol l^{-1} die Sättigung erreicht zu sein schien.

Vergleich verschiedener Methoden zur Bestimmung der Aufnahmeraten

In dieser Arbeit wurde die relative Aufnahmerate aus den Stickstoffmengen in den Feinwurzeln und in der gesamten Pflanze zu Beginn und am Ende der Exposition berechnet. Für die Berechnung der Aufnahmeraten in den verschiedenen Düngestufen wurden daher verschiedene Pflanzen verwendet, die sich an die jeweiligen Stickstoffkonzentrationen in der Nährlösung angepaßt hatten. Da Stickstoff in den Feinwurzeln nur ein Proxy-Wert für die Transportenzyme ist, ist in den Werten für die relative Aufnahmerate bei dieser Art der Auswertung ein eventuell unterschiedlicher Anteil an Transportenzymen pro Stickstoffmenge in den Feinwurzeln enthalten.

Normalerweise wird die Aufnahmerate aus Experimenten mit radioaktiv markiertem NO_3^- und NH_4^+ an abgetrennten Wurzeln bestimmt (BassiriRad et al., 2001). Diese Methode muß sehr schnell durchgeführt werden und die Ergebnisse geben kurzzeitige oder diurnale Schwankung der Aufnahme vollständig wieder. Diese Methode hat den großen Nachteil, daß die Verbindung zur restlichen Pflanze unterbrochen ist, der aufgenommene Stickstoff kann nicht abgegeben und Kohlenhydrate können den Wurzeln nicht mehr zur Verfügung gestellt werden.

Eine neu entwickelte Methode nutzt die Abnahme der Stickstoffkonzentration in einer Nährlösung, um die relativen Aufnahmeraten zu bestimmen (BassiriRad et al., 1999). Intakte Pflanzen werden mit ihren Wurzeln in Nährlösung exponiert und verringern durch Aufnahme von Stickstoff die Konzentration in der Nährlösung. Im Abstand von wenigen Minuten wird die Stickstoffkonzentration in der Nährlösung gemessen. Vor Beginn und nach Ende des Experiments wird die Biomasse der Wurzeln bestimmt. Die relative Netto-Aufnahmerate wird aus der Abnahme der Nährstoffkonzentration der Lösung und aus der Wurzelbiomasse berechnet. Das Experiment liefert als Ergebnis die relativen Aufnahmeraten von NO_3^- und NH_4^+ bei einer Reihe verschiedener Stickstoffkonzentrationen in der Nährlösung. Ein Experiment erstreckt sich dabei über mehrere Stunden.

Die Berechnung der relativen Aufnahmeraten aus den Stickstoffgehalten zu Beginn und am Ende der Exposition erfaßt hingegen die mittlere Aufnahmerate im Verlauf der gesamten Exposition. Kurzfristige (z.B. diurnale) Schwankungen der Aufnahmeraten werden nicht erfaßt, sondern gleichen sich über den Zeitraum des Experiments aus. Wenn, wie in unserem Experiment geschehen, Stickstoff als NO_3^- und NH_4^+ angeboten wird, so ist eine Unterscheidung zwischen der Aufnahme der beiden Substanzen nicht möglich. Die berechnete Aufnahmerate bezieht sich also auf die Summe aus NO_3^- - und NH_4^+ -Aufnahme.

Obwohl der Ansatz der verschiedenen Methoden zur Bestimmung der relativen Aufnahmeraten ganz verschieden ist, liegen die Ergebnisse aus den verschiedenen Experimenten in derselben Größenordnung (Sands und Smethurst, 1995; BassiriRad et al., 1996b; Zerihun und BassiriRad, 2001).

Besonderheit der Fixierer

Bei den Pflanzen, die in der Lage waren Stickstoff aus der Luft zu fixieren, war in der Auswertung der Experimente die Aufnahme von Stickstoff aus der Bodenlösung durch die Fixierung von Luftstickstoff überlagert. Dieser Einfluß der Fixierung war bei geringem Stickstoffangebot in der Nährlösung (Düngestufe N0 und N1) deutlich: die Wurzelknöllchen waren ausgeprägt und die Fixierer wiesen gegenüber den anderen Artengruppen höhere Aufnahmeraten auf (siehe Abbildung 5.21 auf Seite 126). Bei hohem Stickstoffangebot in der Nährlösung war der Anteil der Fixierung an der gesamten Aufnahme wahrscheinlich geringer, ähnlich beschrieben von Schortemeyer et al. (1999).

Bedeutung der Kohlenhydrate

Bei hoher Substratkonzentration ist in Abbildung 5.23 ein großer Unterschied zwischen den Aufnahmeraten im Phytotron und im FACE-Experiment zu erkennen. Der Unterschied der Aufnahmeraten kann im Prinzip durch zwei mögliche Ursachen erklärt werden: zum einen durch einen Unterschied der Enzymaktivität der Transportenzyme und zum anderen durch einen Unterschied des Anteils der Transportenzyme am Feinwurzelstickstoff.

Die Aktivität der Transportenzyme wird neben der Temperatur durch die spezifische Aktivität des Enzyms bei gegebener Substratkonzentration und durch die Substratkonzentration bestimmt. Da der Transport der Stickstoffverbindungen durch die Plasmamembran ein energiebedürftiger Prozeß ist, kann die Verfügbarkeit von Energie in der Feinwurzel den Transport begrenzen (BassiriRad et al., 2001). Daneben kann die Aktivität der Transportenzyme durch Metaboliten des Stickstoff- und Kohlenstoffstoffwechsels reguliert werden (Stitt und Krapp, 1999).

Die maximale Aktivität der Transportenzyme war wahrscheinlich nicht sehr verschieden, da die Transportenzyme in den höheren Pflanzen aus wenigen Genfamilien stammen, also in den verschiedenen Pflanzenarten sehr ähnlich sind (Forde, 2000; Howitt und Udvardi, 2000). Die unterschiedliche Strahlung hingegen kann eine Erklärung für den enormen Unterschied der Stickstoffaufnahmeraten von *Chenopodium album* im FACE-Experiment und den Bäumen im Phytotron geben.

In dem Experiment im Phytotron war die Strahlung im Vergleich zu der Strahlung im FACE-Experiment gering (Kapitel: 4). Der Unterschied spiegelte sich in der Konzentration der Saccharose wider: im FACE-Experiment nahm die Konzentration an Saccharose mit steigendem Stickstoffangebot stärker zu als im Phytotron (Abbildung 5.12 auf Seite 109). Wenn diese Steigerung der Saccharosekonzentration mit einer Steigerung der Exportrate der Blätter einherging, so kann der hohe Saccharoseexport im FACE-Experiment die Energie für die Stickstoffaufnahme geliefert haben.

Hinzu kommt, daß die Allokation von Stickstoff bei *Chenopodium album* sehr variabel war. Bei hohem Stickstoffangebot war ein großer Anteil an Stickstoff im Blatt eingebaut und nur ein kleiner Anteil in den Feinwurzeln. Dieser geringe Anteil an Stickstoff in den Feinwurzeln konnte eine hohe Aufnahmeaktivität entwickeln, weil die Feinwurzeln aus vielen Blättern mit Saccharose versorgt wurde.

Die Feinwurzeln der Bäume im Phytotron waren also bei hohem Stickstoffangebot wahrscheinlich nicht so gut mit Kohlenhydraten versorgt wie die Feinwurzeln von *Chenopodium album* im FACE-Experiment, da bei geringer Strahlung im Phytotron der Saccharoseexport aus den Blättern bei steigendem Stickstoffangebot wahrscheinlich nicht in demselben Maße stieg wie im FACE-Experiment. Darüberhinaus war die Allokation des Stickstoffes nicht so variabel wie bei *Chenopodium album*, so daß bei hohem Stickstoffangebot weniger Blätter für die Versorgung der Feinwurzeln mit Kohlenhydraten zur Verfügung standen.

Zu dieser Erklärung des Unterschiedes der Aufnahmeraten bei hohem Stickstoffangebot zwischen Phytotron und FACE-Experiment paßt gut die Beobachtung, daß im Phytotron die Steigerung der CO₂-Konzentration der Atmosphäre eine Steigerung der Aufnahmerate zur Folge hatte, während sich die Aufnahmerate im FACE-Experiment zwischen den CO₂-Varianten nur wenig unterschied (Abbildung 5.23). Wenn die Transportenzyme von *Chenopodium album* bei hohem Stickstoffangebot auch bei 360 ppmV CO₂ schon so gut mit Energie aus Kohlenhydraten versorgt waren, daß sie mit maximaler Aktivität arbeiten konnten, so konnte eine Steigerung der CO₂-Assimilation unter erhöhter CO₂-Konzentration die Aktivität der Transportenzyme und damit die Aufnahmerate nicht weiter steigern. Im Phytotron hingegen war die Aktivität der Transportenzyme bei hoher Stickstoffkonzentration und 360 ppmV eventuell durch Kohlenhydratmangel gedrosselt, so daß eine Steigerung der Assimilation unter erhöhtem CO₂ die Energieversorgung der Feinwurzeln verbessern und die Aufnahmeraten erhöhen konnte.

Anteil der Transportenzyme an Feinwurzelstickstoff

Da die relative Aufnahmerate bei verschiedenen Stickstoffkonzentrationen in dieser Arbeit an verschiedenen Pflanzen bestimmte wurde, enthält die ermittelte relative Aufnahmerate sowohl die unterschiedliche Aktivität der Transportenzyme als auch den unterschiedlichen Anteil der Transportenzyme am Feinwurzelstickstoff. Die hohen Aufnahmeraten von *Chenopodium album* bei hohem Stickstoffangebot können dementsprechend auch über einen hohen Anteil an Transportenzymen am Feinwurzelstickstoff erklärt werden. Eventuell kann *Chenopodium album* als Ruderal-Pflanze den Anteil an Transportenzymen am Feinwurzelstickstoff mit steigender Stickstoffkonzentration in der Bodenlösung steigern, indem sie die Dichte der Transportenzyme im Plasmalemma der Feinwurzeln erhöht. Dies würde ebenfalls die deutliche Steigerung der Aufnahmerate bei hohem Stickstoffangebot erklären. Diese Variabilität im Anteil der Transportenzyme am Feinwurzelstickstoff wäre dann eine arttypische Reaktion auf unterschiedliches Stickstoffangebot (BassiriRad et al., 2001).

Vergleich mit Angaben aus der Literatur

Die Studien, in denen der Einfluß von CO₂ auf die Stickstoff Aufnahmeraten der Wurzeln untersucht wurde, kommen nicht zu einem einheitlichen Bild. Erhöhtes CO₂ steigerte zum Beispiel die Aufnahmerate für NO₃⁻ bei *Pinus taeda*, *Pinus ponderosa* und *Bouteloua eriopa* (BassiriRad et al., 1996b,a, 1997b,a). Im Gegensatz dazu verringerte es die Aufnahmeraten für NH₄⁺ oder NO₃⁻ bei *Pinus taeda*, *P. ponderosa* und *Larrea tridentata* und einer Anzahl von Kräutern (BassiriRad et al., 1996a; Jackson und Reynolds, 1996; BassiriRad et al., 1997a). Andere Studien haben keinen signifikanten Effekt von erhöhtem CO₂ auf die Aufnahmeraten von NH₄⁺ und NO₃⁻ bei *Pinus taeda*, *Prosopis glandulosa*, *Ceratonia siliqua* und diversen Kräutern gezeigt (Newbery et al., 1995; BassiriRad et al., 1996b; Jackson und Reynolds, 1996; BassiriRad et al., 1997b,a; Cruz et al., 1997). BassiriRad et al. (2001) geben

eine Übersicht über diese und weitere Arten, aus der hervorgeht, daß in den dargestellten Untersuchungen die maximale Aufnahme durch erhöhtes CO₂ um bis zu 140% gesteigert bzw. bis zu 60% verringert wurde, im Mittel jedoch kaum verändert war.

In der letzten Studie, die mit der neu entwickelten Methode zur Bestimmung der Aufnahme-raten erstellt wurde (BassiriRad et al., 1999), steigerte eine erhöhte CO₂-Konzentration die maximale Aufnahme bei *Acer negundo*, *A. platanoides*, *Pinus taeda* und *Quercus macrocarpa*, während sie bei *Pinus resinosa* und *Quercus bicolor* unverändert blieb. Das Experiment wurde im Gewächshaus bei einer Strahlung von ca. 600 E m⁻² s⁻¹ durchgeführt, was deutlich unterhalb des Tageslichtes liegt. Ein limitierender Einfluß der Kohlenhydrate auf die Aufnahme-raten, besonders bei hohen Stickstoffkonzentrationen in der Nährlösung, ist somit nicht auszuschließen. Die Konzentration an löslichen Kohlenhydraten in den Feinwurzeln war bei den Arten, die eine Steigerung der maximalen Aufnahme-raten zeigten, deutlich erhöht, während sie bei *Pinus resinosa* und *Quercus bicolor* kaum verändert war. Dieses Ergebnis stützt die Bedeutung der Kohlenhydrate für die Aufnahme-raten und die Überlegungen zu Beginn des Abschnittes.

In Verbindung mit der engen Kopplung von Stickstoff und Trockengewicht mag die Stimulation der relativen Aufnahme-raten die Ursache für den deutlich stärkeren Einfluß einer erhöhten CO₂-Konzentration auf das Trockengewicht bei Lichtmangel im Vergleich zu Experimenten mit hoher Strahlung sein, die Curtis und Wang (1998) in einer Übersicht aus 79 Artikeln ermittelt hat.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

- Der Stickstoffstatus der Pflanzen hat einen regulierenden Einfluß auf die Enzyme der Stickstoffaufnahme (Kapitel 3).
- Unter aktueller CO₂-Konzentration und „normaler“ Strahlung im Freiland ist der Stickstoffstatus in der Regel nicht limitierend für die relativen Aufnahme-raten von Stickstoff (BassiriRad et al. (2001) und FACE-Experiment). In diesen Fällen ist kein stimulierender Effekt einer erhöhten CO₂-Konzentration auf die relative Aufnahme-raten von Stickstoff zu erwarten.
- Ein positiver Einfluß einer erhöhten CO₂-Konzentration auf die relativen Aufnahme-raten für Stickstoff ist dann zu erwarten, wenn der Stickstoffstatus der Pflanzen bzw. die Konzentration an Kohlenhydraten einen limitierenden Einfluß auf die relative Aufnahme-raten besitzt: z.B. bei geringer Strahlung und hohem Stickstoffangebot (Phytotron N5 und N25).

6.3.2 Allokation von Stickstoff und Kohlenstoff

Als Allokation wurde die Differenz aus den Flüssen Einbau von Stickstoff und Kohlenstoff in Strukturen und Abbau dieser Strukturen bezeichnet. Das Verhältnis der Allokation in die verschiedenen Organe wird durch die Allokationskoeffizienten charakterisiert. Die Allokationskoeffizienten wurden aus der Verteilung von Stickstoff bzw. Kohlenstoff in der Pflanze am Ende der Exposition berechnet. Das beruht auf der Annahme, daß die Allokationskoeffizienten im Verlauf der Exposition konstant waren.

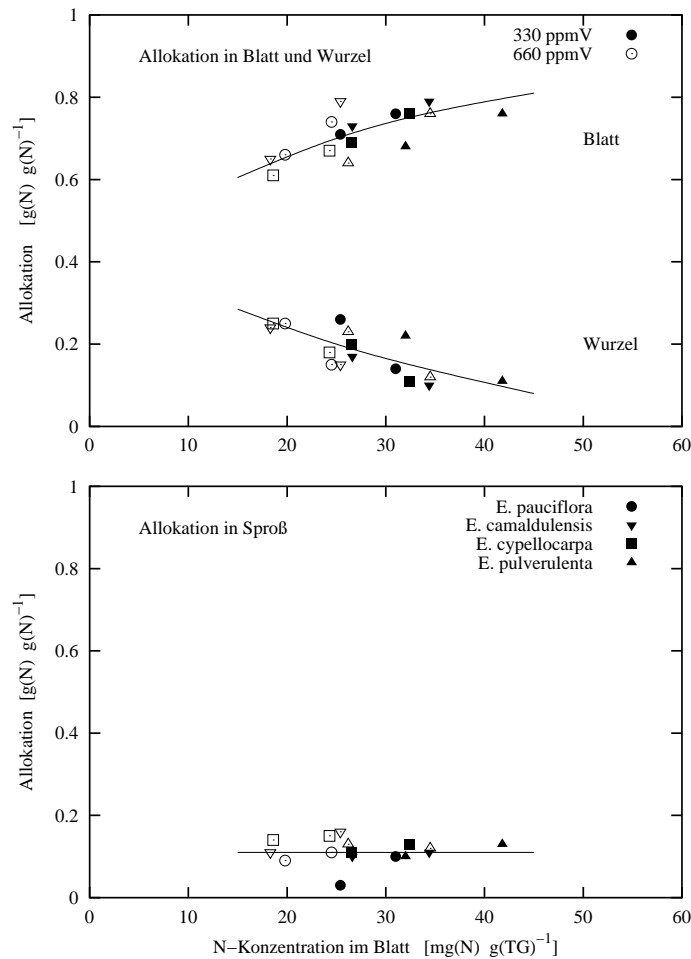


Abbildung 6.2: Allokation von Stickstoff auf die Organe Blatt, Sproß und Wurzel aus einem Experiment mit 330 ppmV und 660 ppmV CO₂ und zwei verschiedenen Düngestufen an Keimlingen von *Eucalyptus pauciflora*, *E. camaldulensis*, *E. cypellocarpa* und *E. pulverulenta* (Wong et al., 1992).

Die Allokationskoeffizienten unterschieden sich zwischen Stickstoff und Kohlenstoff aufgrund der verschiedenen Stickstoffkonzentrationen der Organe. Die Reaktion auf den Stickstoffstatus während des Wachstums und die CO₂-Konzentration unterschieden sich zwischen Stickstoff und Kohlenstoff nicht wesentlich.

Obwohl die gesamte Stickstoffaufnahme empfindlicher auf eine Veränderung der Aufnahmerate pro Stickstoff reagiert als auf eine Veränderung der Allokationskoeffizienten (BassiriRad et al., 2001), stellt das Verständnis der Allokationskoeffizienten eine wesentliche Voraussetzung für das Verständnis des CO₂-Düngeeffektes dar (Friedlingstein et al., 1999), da in vielen nährstofflimitierten Habitaten die Kohlenhydratverfügbarkeit die Stickstoffaufnahme bei CO₂-Konzentrationen von 360 ppmV nicht begrenzt und somit eine erhöhte CO₂-Konzentration der Atmosphäre keinen fördernden Effekt auf die Aufnahmerate hat (BassiriRad et al., 2001). Durch eine verstärkte Allokation von Kohlenstoff und Stickstoff in Wurzeln und Feinwurzeln könnten die Pflanzen aber unter Umständen ein größeres Bodenvolumen durchwurzeln oder das durchwurzelte Bodenvolumen dichter durchwurzeln und somit eventuell mehr Stickstoff aufnehmen.

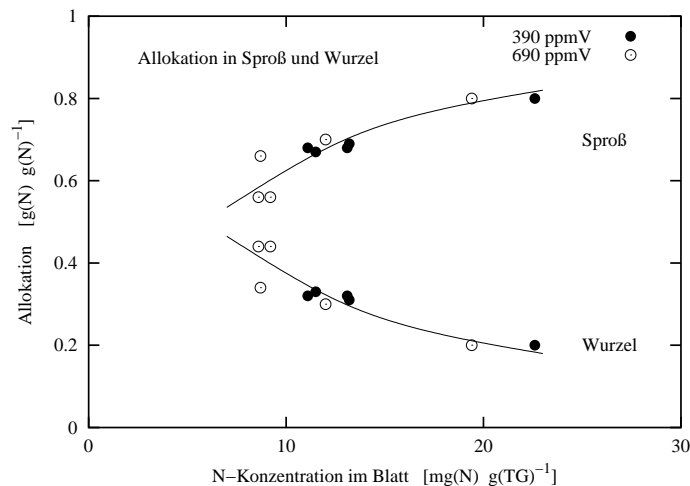


Abbildung 6.3: Die Allokation von Stickstoff auf Sproß und Wurzel von *Lolium perenne* aus einem Experiment mit 390 ppmV und 690 ppmV CO₂ und verschiedener Dichte der Pflanzen (Schenk et al., 1995).

Ergebnis der Experimente

Mit fallender Stickstoffkonzentration in der Pflanze stiegen in den Experimenten die Allokationskoeffizienten für Wurzel und Feinwurzel auf Kosten von Sproß und Blatt an. Dieser Effekt war insbesondere bei geringen Stickstoffkonzentrationen ausgeprägt. Dies entspricht den Ergebnissen für Allokationskoeffizienten die in der Literatur beschrieben werden, wobei dort meist der Bezug von Biomasseallokation zu Nährstoffversorgung gebildet wird (McGuire et al., 1995; Schenk et al., 1995; Schortemeyer et al., 1999).

Die Artengruppen unterschieden sich vor allem hinsichtlich der Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln deutlich. Die Stickstoff-Fixierer wiesen im Vergleich zu den anderen Artengruppen hohe Stickstoffkonzentrationen im Gewebe und geringe Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln auf. Die Laubbäume wiesen auch bei geringen Stickstoffkonzentrationen geringe Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln auf. Bei den Nadelbäumen stiegen die Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln bei geringer Stickstoffkonzentration steil an. Bei *Chenopodium album* waren sowohl die Stickstoffkonzentration im Gewebe als auch die Allokationskoeffizienten für Feinwurzeln sehr variabel.

Bei geringen Stickstoffkonzentrationen war der Einfluß der Stickstoffkonzentration auf die Allokationskoeffizienten deutlicher ausgeprägt als bei hohen Stickstoffkonzentrationen.

Unter erhöhter CO₂-Konzentration war bei einer Betrachtung der Artengruppen keine Veränderung des Zusammenhanges von Stickstoffkonzentration und Allokationskoeffizienten zu erkennen. Ein Vergleich der CO₂-Varianten auf der Basis der CO₂-Response-Faktoren deutet für die Varianten N5 und N25 auf eine Verschiebung der Allokationskoeffizienten von Feinwurzeln Richtung Sproß hin. Da diese Verschiebung bei den Pflanzen in Düngestufe N25, den größten Pflanzen, am deutlichsten ausgeprägt war und da die Pflanzen aus erhöhter CO₂-Konzentration größer waren als die Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration, ist es allerdings wahrscheinlich, daß diese Veränderung des Allokationsmusters bei Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration auf die begrenzte Topfgröße zurückzuführen ist.

Angaben aus der Literatur

In der Literatur werden meistens die Allokationskoeffizienten für Biomasse angegeben. Sie

sind annähernd identisch mit den Allokationskoeffizienten für Kohlenstoff, da sich die Kohlenstoffkonzentrationen der verschiedenen Organe kaum unterscheiden.

Ericsson (1995) schließt aus Experimenten mit *Betula pendula*, daß das Verhältnis von löslichen Stickstoff- zu Kohlenstoffverbindungen die Allokationskoeffizienten der Biomasse bestimmt. In der Regel ist unter erhöhtem CO₂ die Allokation dann in Richtung der Feinwurzeln verschoben, wenn die Stickstoffkonzentration der gesamten Pflanze durch erhöhtes CO₂ deutlich verringert ist (Maillard et al., 2001; Dyckmans et al., 2000; Walch-Liu et al., 2001; Vivin et al., 1996).

Für einige Artikel habe ich aus Biomasseallokation und Stickstoffkonzentration die Allokationskoeffizienten von Stickstoff berechnet (siehe Tabelle 6.1). Die Ergebnisse streuen sehr, zeigen aber insgesamt, daß unter erhöhtem CO₂ dann eine Verschiebung der Allokationskoeffizienten in Richtung Wurzel stattfindet, wenn bei geringem Stickstoffangebot die Stickstoffkonzentration im Gewebe durch erhöhtes CO₂ deutlich herabgesetzt ist. Diese Beobachtung deckt sich mit dem Ergebnis von McGuire et al. (1995) und mit den Ergebnissen der Experimente im Phytotron und auf der FACE-Anlage.

Aus den Angaben von Wong et al. (1992) und Schenk et al. (1995) habe ich die Allokationskoeffizienten von Stickstoff für Sproß und Wurzel berechnet und in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration im Pflanzengewebe dargestellt (Abbildung 6.2 und 6.3). In beiden Experimenten scheint ein eindeutiger Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Allokationskoeffizienten zu bestehen, der durch Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration nicht verändert wurde.

Schortemeyer et al. (1999) kam in einem Experiment mit *Acacia melanoxylon* kam zu dem Ergebnis, daß die Allokation des Stickstoffes durch Stickstoffstatus und Entwicklungsstadium der Pflanze bestimmt wird. Die CO₂-Konzentration hatte in diesem Experiment ebenfalls keinen Einfluß auf diesen Zusammenhang.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

- Viele Untersuchungen deuten darauf hin, daß der Stickstoffstatus der Pflanzen die Allokationskoeffizienten von Stickstoff und Kohlenstoff prägt: ein geringer Stickstoffstatus fördert die Allokation in Wurzel und Feinwurzel.
- Eine erhöhte CO₂-Konzentration der Atmosphäre beeinflusst in der Regel den Stickstoffstatus, scheint jedoch den Zusammenhang von Stickstoffstatus und Allokation nicht zu verändern.
- Zwischen den Allokationsmustern der verschieden Arten in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage bestanden große Unterschiede.
- Wenn Pflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration größer werden als die Vergleichspflanzen kann Platzmangel, in erster Linie Wurzelraumbegrenzung, die Allokation zusätzlich beeinflussen.

6.3.3 Regulation der Stomatakonduktanz

Im Rahmen einer Meßreihe wurde die Stomatakonduktanz bei CO₂-Konzentrationen von ca. 100, 200, 360, 700 und 1400 ppmV bestimmt. Mit zunehmender CO₂-Konzentration nahm

die Stomatakonduktanz bei nahezu allen Meßreihen ab (siehe Anhang B), was der seit langem bekannten Reaktion der Stomata gegenüber erhöhten CO₂-Konzentrationen entspricht (Morison und Gifford, 1983; Morison, 1987).

Die Stärke der Reaktion war bei verschiedenen Arten im Phytotron sehr unterschiedlich: *Quercus ilex* und *Quercus robur* reagierten wesentlich stärker als die anderen Arten. Der Unterschied zwischen den verschiedenen Arten mit einer deutlichen Reaktion der Eichen und relativ schwachen Reaktion der Nadelbäume ist in der Literatur beschrieben (Eamus und Prichard, 1998; Beerling et al., 1996; Heath, 1998; Roberntz und Stockfors, 1998).

Den Einfluß von Stickstoffstatus und CO₂-Konzentration während des Wachstums auf die Regulation der Stomatakonduktanz habe ich anhand des Stomatamodells von Hoffstadt (2000) bestimmt. Im ersten Schritt habe ich die maximale gemessene Stomatakonduktanz (g_{max}) vorgegeben, im Anschluß habe ich die Reaktion des Modells auf die interzelluläre CO₂-Konzentration an die Messungen angepaßt, indem ich die maximale Pumprate der Ionenpumpen ($k_{o,0}$) und die CO₂-Sensitivität der Leckkonduktanz der Ionenkanäle (K_{m,C_i}) variiert habe.

Maximale Stomatakonduktanz

Bei geringen CO₂-Konzentrationen in der Küvette (100, 200 und 360 ppmV) begünstigten alle Umweltbedingungen das Öffnen der Stomata: hohe Bodenfeuchte, Strahlung im Bereich der Lichtsättigung und Luftfeuchte über 60%. Daher habe ich die größte gemessene Stomatakonduktanz als maximale Stomatakonduktanz angenommen. In der Regel wurde sie bei CO₂-Konzentrationen von 100 oder 200 ppmV erreicht. Bei manchen Messungen trat bei der ersten 360er Konzentration eine Stomatakonduktanz auf, die im Verlauf der Meßreihe bei CO₂-Konzentrationen von 100 und 200 ppmV nicht wieder erreicht wurde.

Die Tendenz, im Verlaufe des Tages die Stomata stärker zu schließen bzw. nicht mehr vollständig zu öffnen, wird im Freiland häufig beobachtet und dort auf das Absinken des Wasserpotentials in der Umgebung der Feinwurzeln zurückgeführt (Hoffstadt, 2000). Da die Pflanzen im Phytotron täglich bis zur Wassersättigung gegossen wurden kann der Tagesgang bei den Messungen im Phytotron nicht durch das Wasserpotential verursacht worden sein.

Untersuchungen zur Reaktion der Stomata auf Kohlenhydrate im Apoplasten haben gezeigt, daß hohe Konzentrationen dieser Kohlenhydrate das Schließen der Stomata fördern, bzw. die Öffnung unterdrücken (Ewert et al., 2000). Die Blätter in der Meßküvette hatten bei Strahlung im Bereich der Lichtsättigung der Photosynthese, relativ hoher Luftfeuchte, Temperaturen um ca. 24°C und CO₂-Konzentrationen von 700 bzw. 1400 ppmV sehr günstige Bedingungen für die Photosynthese. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß unter diesen Bedingungen lösliche Kohlenhydrate im Apoplasten akkumulierten, mit dem Transpirationsstrom zu den Stomata transportiert wurden und das Öffnen der Stomata bei den späteren Messungen innerhalb einer Meßreihe unterdrückten.

Im Mittel aller Laubbäume in den Experimenten im Phytotron war die maximale Stomatakonduktanz pro Trockengewicht in etwa proportional zur Stickstoffkonzentration, so daß die Stomatakonduktanz pro Stickstoff annähernd konstant war. Dieser Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und maximaler Stomatakonduktanz ist schon von Schulze et al. (1994) beschrieben. Interessant ist aber, daß sich der Zusammenhang der maximalen Stomatakonduktanz und der Stickstoffkonzentration der Blätter bei Wachstum unter erhöhter

CO₂-Konzentration anscheinend nicht verändert hat. Wenn man die unterschiedliche Stickstoffkonzentration der CO₂-Varianten außer acht läßt, war die maximale Stomatakonduktanz der Blätter aus erhöhter CO₂-Konzentration signifikant geringer als die der Blätter aus aktueller CO₂-Konzentration.

Als Indiz für die maximale Stomatakonduktanz kann auch die Stomatadichte gelten. In Kapitel 6.3.3 „Stand des Wissens“ habe ich den Stand der Forschung zum Einfluß von verschiedenen CO₂-Konzentrationen auf die Stomatadichte dargestellt, mit dem Ergebnis, daß die Stomatadichte in den meisten Untersuchungen mit steigender CO₂-Konzentration abgenommen hat. Wurde auch die Stickstoffkonzentration gemessen, so zeigte sich, daß gleichzeitig die Stickstoffkonzentration abgenommen hatte, so daß das Verhältnis von Stomatadichte zu Stickstoffkonzentration konstant blieb, was die Ergebnisse zur maximalen Stomatakonduktanz des Experiments im Phytotron bestätigt (Madsen, 1973; Oberbauer et al., 1985; Woodward, 1986, 1987; Woodward und Bazzaz, 1988; Penuelas und Matamala, 1990; Radoglou und Jarvis, 1990; Paoletti und Raschi, 1998; Beerling et al., 1998; Maroco et al., 1999; Tognetti et al., 2000; Case et al., 1998; Apple et al., 2000; Poole et al., 2000).

Reaktion der Stomatakonduktanz auf C_i

Maximale Pumpenstärke der Ionenpumpen: $k_{o,0}$

Die Werte für den Modellparameter der maximalen Pumpenstärke der Ionenpumpen ($k_{o,0}$) waren nicht spezifisch: sie streuten innerhalb einer Art so stark, daß Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten und ein Zusammenhang mit der Stickstoffkonzentration nicht zu erkennen ist. Die maximale Pumprate hatte anscheinend keinen großen Einfluß auf die Reaktion der Stomata auf CO₂. In Zusammenhang mit dem Einfluß der Stickstoffkonzentration auf die maximale Stomatakonduktanz deutet dieses Ergebnis außerdem darauf hin, daß die Pflanzen die Dichte der Stomata auf der Blattoberfläche je nach Stickstoffstatus variieren, die einzelnen Stomata aber immer ähnlich mit Enzymen, z.B. Ionenpumpen, ausstatten.

CO₂-Sensitivität der Ionenkanäle: K_{m,C_i}

Die Werte für den Modellparameter der CO₂-Sensitivität der Leckkonduktanz der Ionenkanäle (K_{m,C_i}) waren demgegenüber zwischen den einzelnen Arten unterschiedlich. Im Mittel über alle Arten sank K_{m,C_i} mit zunehmender Stickstoffkonzentration, wobei dies überwiegend ein Effekt der verschiedenen Arten war. Das bedeutet, daß Pflanzen mit geringen Stickstoffkonzentrationen im Blatt die Stomata mit steigenden CO₂-Konzentrationen in den Interzellularen stärker schlossen als Pflanzen mit überwiegend hohen Stickstoffkonzentrationen.

Da maximale Pumprate und CO₂-Sensitivität der Ionenkanäle im Modell in einem gewissen Maß antagonistisch wirken habe ich das Verhältnis der beiden Parameter gebildet: $k_{o,0}/K_{m,C_i}$. Die Streuung der Ergebnisse wurde geringer, mit steigender Stickstoffkonzentration stieg das Verhältnis $k_{o,0}/K_{m,C_i}$ an. Pflanzen aus erhöhter CO₂-Konzentration wiesen ohne und mit Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen im Mittel ein größeres Verhältnis von $k_{o,0}$ zu K_{m,C_i} auf. Das bedeutet, daß ihr Stomata weniger sensitiv auf die CO₂-Konzentrationen reagierten: mit steigenden Konzentrationen schlossen die Stomata weniger stark.

Synthese der Ergebnisse

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse, daß Pflanzen in erhöhten CO₂-Konzentrationen Blätter mit geringerer Stickstoffkonzentration und geringerer maximaler Stomatakonduktanz ausbildeten als Pflanzen in aktueller CO₂-Konzentration. Die geringere maximale Stomatakonduktanz der Blätter aus erhöhter CO₂-Konzentration wurde durch die geringere Sensitivität der Stomata gegenüber C_i ausgeglichen, so daß sich die Stomatakonduktanz der beiden CO₂-Varianten über weite Bereiche der interzellulären CO₂-Konzentrationen nicht unterschied.

Vergleich mit Angaben aus der Literatur

In Übersichten zur Stomatakonduktanz von Bäumen, die bei aktueller und verdoppelter CO₂-Konzentration gewachsen waren, war die Stomatakonduktanz der Blätter in doppelter CO₂-Konzentration gegenüber den Blättern in aktueller CO₂-Konzentration um ca. 10% (Curtis und Wang, 1998), bzw. 23% (Medlyn et al., 2001) verringert, wobei die Unterschiede zwischen den einzelnen Experimenten sehr groß waren.

In der Literatur ist die Anpassung der Stomatakonduktanz an erhöhte CO₂-Konzentrationen abgesehen von Experimenten in denen die Pflanzen einfach zwischen verschiedenen CO₂-Konzentrationen ausgetauscht wurden, wenig und nicht einheitlich beschrieben.

Medlyn et al. (2001) paßten das Modell von Jarvis (1976) an Meßreihen mit verschiedenen CO₂-Konzentrationen an und kam zu dem Ergebnis, daß die Parameter zur Reaktion auf das Bodenwasserpotential und die CO₂-Sensitivität durch Wachstum unter erhöhtem CO₂ nicht verändert wurden.

In einem Experiment mit *Chenopodium album* beobachtete Santrucek und Sage (1996), daß die maximale Öffnungsweite bei einem Wachstum in erhöhter CO₂-Konzentration unverändert blieb. Bei einer schrittweisen Erhöhung der CO₂-Konzentration im Rahmen einer Meßreihe, ausgehend vom CO₂-Kompensationspunkt, schlossen die Stomata von Blättern aus erhöhter CO₂-Konzentration weniger stark als die der Vergleichspflanzen.

Quercus myrtifolia wies bei Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration geringere maximale Stomatakonduktanz bei in etwa gleicher Reaktion der relativen Öffnungsweite gegenüber C_i auf (Lodge et al., 2001).

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

- Die maximale Stomatakonduktanz war in etwa proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter. Dieser Zusammenhang wird auch in der Literatur beschrieben. Der Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und maximaler Stomatakonduktanz wurde im Phytotron durch Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration nicht beeinflußt. Da die Stickstoffkonzentration der Blätter in erhöhter CO₂-Konzentration im Mittel geringer war als in aktueller CO₂-Konzentration war die maximale Stomatakonduktanz unter erhöhter CO₂-Konzentration verringert. Angaben in der Literatur zum Einfluß der CO₂-Konzentration auf Stomatadichte und Stickstoffkonzentration bestätigen dieses Ergebnis.
- Der Modellparameter für die maximale Pumprate der Ionenpumpen wurde weder durch die verschiedenen Arten noch durch die Stickstoffkonzentration oder die CO₂-Konzentration während des Wachstums beeinflußt. Dies legt die Annahme nahe, daß

die Pflanzen die Stomatadichte variieren, aber die einzelnen Stomata immer ähnlich mit Enzymen ausstatten.

- Der Modellparameter für die CO_2 -Sensitivität der Leckkonduktanz der Ionenkanäle wurde durch die Stickstoffkonzentration der Blätter beeinflusst: mit steigender Stickstoffkonzentration und durch die Exposition in erhöhter CO_2 -Konzentration sank die CO_2 -Sensitivität der Ionenkanäle – die Tendenz der Stomata mit steigendem C_i zu schließen wurde geringer. Dieser Zusammenhang war in den Blättern aus erhöhter CO_2 -Konzentration verstärkt: bei gleicher Stickstoffkonzentration in den Blättern war die Tendenz die Stomata bei hohem C_i zu schließen bei Blättern aus erhöhter CO_2 -Konzentration weniger stark ausgeprägt als in Blättern aus aktueller CO_2 -Konzentration.
- Die Effekte des Wachstums unter erhöhter CO_2 -Konzentration auf die maximale Stomatakonduktanz und die CO_2 -Sensitivität der Ionenkanäle glichen sich zum Teil aus: Pflanzen aus aktueller und erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen bei gleichem C_i annähernd gleiche Stomatakonduktanz auf.

6.3.4 Photosynthese

Die Photosyntheserate von C_3 -Pflanzen wird durch erhöhte Konzentrationen von C_i bis zu Konzentrationen um 700 bis 1000 ppmV gesteigert (Farquhar und von Caemmerer, 1982). Somit ist sie in der Regel bei Wachstum unter erhöhten atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen gegenüber Wachstum bei aktuellen CO_2 -Konzentrationen gesteigert (Curtis und Wang, 1998; Medlyn et al., 1999).

Mißt man jedoch die Photosynthese von Blättern, die bei unterschiedlichen CO_2 -Konzentrationen gewachsen sind bei gleicher CO_2 -Konzentration, so weisen Blätter aus erhöhter CO_2 -Konzentrationen in der Regel eine geringere Photosyntheserate bezogen auf das Trockengewicht auf als Blätter aus geringerer CO_2 -Konzentration (Eamus und Jarvis, 1989; Gunderson und Wullschleger, 1994; Sage, 1994). Gleichzeitig nimmt die Stickstoffkonzentration der Blätter ab (Curtis und Wang, 1998).

Um zu überprüfen, ob die Veränderung der Photosyntheseigenschaften vollständig durch die verringerte Stickstoffkonzentration erklärt werden kann oder ob eine zusätzliche Anpassung der Prozesse an die erhöhte CO_2 -Konzentration angenommen werden muß, habe ich die Auswirkung von Stickstoffdüngung und CO_2 -Konzentrationen auf Parameter im Photosynthesemodell von Farquhar und von Caemmerer (1982) untersucht: Carboxylierungseffizienz (CE), maximale Photosyntheserate (A_{max}) und CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation (Γ_*).

Carboxylierungseffizienz

Die Carboxylierungseffizienz charakterisiert den Bereich der Abhängigkeit der Assimilation von C_i ($A - C_i$ -Kurve), der durch die Carboxylierung von Ribulose-1;5-bisphosphat (RubP) limitiert wird (Farquhar und von Caemmerer, 1982). Die Carboxylierungseffizienz spiegelt daher Menge und Aktivität des Enzyms Ribulose-1;5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) wider.

Einfluß der Stickstoffkonzentration

Die Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht nahm in den Experimenten mit steigender Stickstoffkonzentration der Blätter zu, wobei die Zunahme eine Tendenz zur Sättigung aufwies. Dies bedeutet, daß die Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff ein Maximum aufwies, das bei mittleren Stickstoffkonzentration lag. Bei deutlich geringerer oder deutlich höherer Stickstoffkonzentration nahm die Carboxylierungseffizienz pro Stickstoff ab.

In der Literatur wird in der Regel ein linearer Zusammenhang zwischen Parametern in Modellen für die Photosynthese und der Stickstoffkonzentration der Blätter angegeben (Peterson et al., 1999). Das ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß in den meisten Untersuchungen nicht so hohe Stickstoffverfügbarkeiten angeboten werden, wie in diesem Experiment und somit der Sättigungsbereich nicht erreicht wird. Wong et al. (1985) bestimmten in einem Experiment in Nährlösung mit ähnlichen Stickstoffkonzentrationen wie in diesem Experiment ebenfalls eine Sättigung der Photosyntheseraten bei hohen Stickstoffkonzentrationen im Blatt.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß bei mittleren Stickstoffkonzentrationen das Produkt aus Allokation von Blatt-Stickstoff in Rubisco und Aktivität von Rubisco am größten ist. Bei sehr geringen Stickstoffkonzentrationen kann nur ein kleiner Anteil des Stickstoffes im Blatt in Rubisco investiert werden (Makino und Mae, 1999). Bei sehr hohen Stickstoffkonzentrationen kann die Aktivität der Rubisco spezifisch gedrosselt werden, so daß Rubisco eine Stickstoffreserve darstellen kann (z.B. Nakano et al. (1997)).

Einfluß der CO₂-Konzentration

Bei einem Bezug auf das Trockengewicht wiesen die Pflanzen aus erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration eine deutlich verringerte Carboxylierungseffizienz auf (-29%). Berücksichtigte man die unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen der CO₂-Varianten, so deuten die graphische Darstellung und die statistische Auswertung der CO₂-Response-Faktoren auf eine leicht geringere Carboxylierungseffizienz der Variante aus erhöhter CO₂-Konzentration hin (-13%, nicht signifikant). Die Verringerung der Carboxylierungseffizienz pro Trockengewicht in den Blättern aus erhöhten CO₂-Konzentrationen gegenüber Blättern aus aktueller CO₂-Konzentration konnte also zum größten Teil durch die unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen erklärt werden; der unerklärte Anteil war demgegenüber gering und in der statistischen Auswertung nicht signifikant.

Medlyn et al. (1999) ermittelten in einem Übersichtsartikel über 15 Experimente an Bäumen, daß der Parameter V_{cmax} im Photosynthesemodell von Farquhar und von Caemmerer (1982), der analog zur Carboxylierungseffizienz das Produkt aus Rubisco-Menge und Aktivität wiedergibt, nach Wachstum in erhöhter CO₂-Konzentration bei einem Bezug auf das Trockengewicht deutlich verringert war. Das Verhältnis von V_{cmax} zur Stickstoffkonzentration war hingegen nur bei einem von sechs Experimenten verringert. Eine solche leichte Änderung der Relation von V_{cmax} zur Stickstoffkonzentration wurde auch in anderen Experimenten an Bäumen beobachtet (Freeman, 1998; Centritto et al., 1999b). Das Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration kann also zusätzlich zur Verringerung der Stickstoffkonzentration im Blatt die Relation von Photosyntheseparametern zur Stickstoffkonzentration leicht verändern, wobei dieser Einfluß aber für die Modelle als nicht wesentlich bewertet werden kann (Medlyn et al., 1999).

Die Carboxylierungseffizienz spiegelt das Produkt aus Rubisco Konzentration und Aktivität

der Rubisco wider (Farquhar und von Caemmerer, 1982). Somit weisen die Ergebnisse darauf hin, daß unter erhöhter CO₂-Konzentration die Allokation von Blattstickstoff in Rubisco und/oder die Rubisco-Aktivität geringer war als unter aktueller CO₂-Konzentration.

Bei Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration wird im Vergleich zu Wachstum unter aktueller CO₂-Konzentration in der Regel mit dem Rückgang der Stickstoffkonzentration eine Abnahme der Rubisco-Konzentration beobachtet (Drake et al., 1997). Die Allokation von Blattstickstoff in Rubisco ist dabei manchmal unverändert (Tissue et al., 1993; Nakano et al., 1997), häufig jedoch verringert (Sage et al., 1989; Rogers et al., 1996; Nakano et al., 1997; Osborne et al., 1998; Sims et al., 1998; Tissue et al., 1999). Dies wiederum könnte zwei Ursachen haben: zum einen zeigen Experimente, daß mit sinkender Stickstoffkonzentration der Anteil von Rubisco an den Komponenten der Photosynthese sinkt (Makino und Mae, 1999), zum anderen kann die unter erhöhter CO₂-Konzentration erhöhte Saccharose-Konzentration die Rubisco-Expression spezifisch hemmen (Stitt, 1991).

Maximale Assimilationsrate A_{max}

Die maximale Assimilationsrate charakterisiert den Bereich der $A-C_i$ -Kurven, der durch die Regeneration von RubP limitiert wird. Bei Lichtsättigung der Photosynthese ist sie ein Indiz für die Elektronen-Transport-Kapazität der Lichtreaktion der Photosynthese. Diese werden durch die stickstoffhaltigen Komponenten Chlorophyll und Enzyme der Photosysteme I und II bestimmt. Dies gilt solange die Assimilation nicht durch Phosphatmangel begrenzt wird. Ein Phosphatmangel der Photosynthese wird durch geringes Phosphat-Angebot in der Nährlösung, hohes C_i , Lichtsättigung und tiefe Temperaturen begünstigt. Das vergleichsweise hohe Phosphatangebot in der Nährlösung und die nicht-geringen Temperaturen während der Messungen sprechen gegen eine Phosphatlimitation.

Die maximale Photosyntheserate nahm in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage linear mit der Stickstoffkonzentration der Blätter zu (Abbildung 5.53). Dies bedeutet, daß die Allokation von Stickstoff in die Komponenten der Lichtreaktion bei allen Stickstoffkonzentrationen in etwa konstant war. Dies paßt zu Ergebnissen anderer Experimente, die bei sinkender Stickstoffkonzentration eine Abnahme des Anteils an Rubisco gegenüber anderen Photosynthesekomponenten bestimmten (Makino und Mae, 1999).

Die erhöhte CO₂-Konzentration während des Wachstums beeinflusste die maximale Assimilationsrate analog zum Einfluß auf die Carboxylierungseffizienz: deutliche Verringerung bei Bezug auf das Trockengewicht (-28%), wesentlich geringere und statistisch nicht relevante Reduktion nach Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen (-7%, nicht signifikant).

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kommen Medlyn et al. (1999) bei ihrer Untersuchung des Einflusses einer erhöhten CO₂-Konzentration auf den Parameter J_{max} im Modell von Farquhar und von Caemmerer (1982), der ebenfalls den RubP-limitierten Bereich der $A-C_i$ -Kurven charakterisiert.

CO₂-Kompensationspunkt der Assimilation Γ_*

Der CO₂-Kompensationspunkt gibt das Verhältnis von Carboxylierung zu Photorespiration und Respiration im Licht wieder. Während die Carboxylierungseffizienz die Steigung im Rubisco-limitierten Bereich der $A-C_i$ -Kurve bestimmt, legt Γ_* die Lage fest.

Der CO_2 -Kompensationspunkt nahm in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage mit zunehmender Stickstoffkonzentration der Blätter ab. Das bedeutet, daß $A-C_i$ -Kurven von Pflanzen mit geringerer Stickstoffkonzentration nicht nur flacher verliefen, sondern daß zusätzlich ihre Lage in Richtung höherer C_i -Werte verschoben war. Das Wachstum unter erhöhtem CO_2 hatte auf den Zusammenhang von Stickstoffkonzentration und Γ_* keinen Einfluß.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

- Alle untersuchten Parameter des Photosynthese-Modells von Farquhar und von Caemmerer (1982): CE , A_{max} und Γ_* waren bei einem Bezug auf das Trockengewicht abhängig von der Stickstoffkonzentration der Blätter.
- Der Einfluß einer erhöhten CO_2 -Konzentration während des Wachstums auf CE , A_{max} und Γ_* konnte im Wesentlichen durch die Reduktion der Stickstoffkonzentration der Blätter erklärt werden.
- Nach Korrektur der unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen war die restliche Reduktion statistisch nicht signifikant und hatte auf die Assimilationsraten geringen Einfluß. Sie kann eventuell durch die unter erhöhter CO_2 -Konzentration bei gleicher Stickstoffkonzentration erhöhte Saccharosekonzentration erklärt werden.
- Medlyn et al. (1999) kommen bei ähnlichen Ergebnissen zu dem Schluß, daß die Parameterisierung der Modelle anhand Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration angemessen ist um die Photosynthese unter erhöhter CO_2 -Konzentration zu beschreiben, wenn der Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentration auf die Stickstoffkonzentration berücksichtigt wird.

6.3.5 Respiration

Der Einfluß von Stickstoffangebot und CO_2 -Konzentration der Atmosphäre auf die Respiration wurde anhand des Respirationskoeffizienten bei Standardtemperatur 25°C (kr) und der Temperaturabhängigkeit der Respiration (Q_{10}) untersucht. Die Temperaturabhängigkeit wurde weder durch das Stickstoffangebot noch durch die CO_2 -Konzentration der Atmosphäre beeinflusst, so daß ich auf eine Diskussion der Ergebnisse verzichte und nur die Ergebnisse der Respirationskoeffizienten diskutiere..

Der Vergleich der Respirationskoeffizienten mit Ergebnissen aus der Literatur wird durch den Einfluß der Wachstumstemperatur erschwert: die Respiration paßt sich weitgehend an die Wachstumstemperatur an (Amthor, 1994; Atkin et al., 2000). Um verschiedene Meßreihen vergleichen zu können muß man also die Relation der Standardtemperatur, auf die die Respirationskoeffizienten bezogen sind, zur Adaptationstemperatur während des Wachstums berücksichtigen.

Einfluß der Stickstoffkonzentration

Die Respirationskoeffizienten, die in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage bestimmt wurden, stiegen über die Artgrenzen hinweg in etwa linear zur Stickstoffkonzentration der Blätter an, sofern die Respiration nicht durch eine geringe Kohlenhydratkonzentration begrenzt war. In der Literatur finden sich viele Belege für die Proportionalität

Tabelle 6.6: Respirationskoeffizienten pro Stickstoff (kr_n): Vergleich der Ergebnisse aus dem Phytotron und FACE-Experimenten mit Ergebnissen aus der Literatur. Als Temperatur ist die Temperatur eingetragen, bei der entweder die Messungen durchgeführt worden sind, bzw. die Temperatur, auf die die gemessenen Ergebnisse nach Berücksichtigung der Temperaturabhängigkeit der Respiration in den jeweiligen Veröffentlichungen bezogen worden sind. Diese Temperatur muß nicht mit der Akklimatisations-Temperatur der Pflanzen übereinstimmen.

Respirationskoeffizienten pro Stickstoff: kr_n [g(C) g(N) ⁻¹ Tag ⁻¹]					
Art	Temp.	kr_n		Anmerkungen	Quelle
		aktuell	erhöht		
Laubbäume	25°C	0.50±0.3	0.60±0.3	*Phytotron 360; 1000 ppmV	
Nadelbäume	25°C	0.35±0.2	0.40±0.2	*Phytotron 360; 1000 ppmV	
<i>Chenopodium album</i>	25°C	0.55±0.3	0.65±0.3	*FACE 360; 1000 ppmV	
Laub- & Nadelbäume	10°C	0.19±0.12			Freiland (1)
<i>Pinus radiata</i>	15°C	0.13±0.07			Freiland (2)
Laub- & Nadelbäume	18°C	0.45±0.30	0.65±0.45	**BB 360; 580 ppmV	(3)
<i>Pinus sylvestris</i>	20°C	0.41			Freiland (4)
<i>Alnus glutinosa</i>	26°C	0.82	0.75	***OTC 360; 720 ppmV	(5)
<i>Pinus palustris</i>	28°C	1.25	1.30	OTC 360; 720 ppmV –N	(6)
		0.90	1.26	OTC 360; 720 ppmV +N	

*nach Lichtperiode
**BB: Branch-Bag Experiment, CO₂-Konzentration
***OTC: Open-Top-Kammern, CO₂-Konzentration, Düngung
(1) Ryan (1995)
(2) Ryan et al. (1996)
(3) Tjoelker et al. (1999)
(4) Reich et al. (1996)
(5) Vogel und Curtis (1995)
(6) Mitchell et al. (1995)

von Stickstoffkonzentration und Dunkelrespiration bezogen auf das Trockengewicht (Chapin und Tryon, 1983; Ryan, 1995; Ryan et al., 1996; Reich et al., 1998). Vieles spricht dafür, daß diese Relation über Artgrenzen hinweg für verschiedene Arten und funktionelle Typen gilt (Reich et al., 1998). Allerdings treten enorme Unterschiede sowohl innerhalb der einzelnen Untersuchungen als auch zwischen den Untersuchungen auf (siehe Tabelle 6.6).

Die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff, die im Rahmen dieser Arbeit bestimmt wurden, sind sowohl in Bezug auf die mittleren Werte als auch in Bezug auf die Streuung der Werte mit den Ergebnissen anderer Arbeiten vergleichbar, auch wenn die Streuung der Ergebnisse auf den ersten Blick überraschend groß erschien (siehe Tabelle 6.6).

Einfluß der Kohlenhydratkonzentration

Hohe Konzentrationen an Kohlenhydraten hatten nur einen geringen steigernden Einfluß auf die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff, bei geringen Konzentrationen an Kohlenhydraten wurde die Respiration jedoch durch die Kohlenhydratkonzentration begrenzt (siehe Abbildung 5.60).

Da Kohlenhydrate das Substrat der Respiration darstellen, muß ein Mangel an Kohlenhydraten die Respiration drosseln. Daneben steigt mit ansteigender Kohlenhydratkonzentration die Cyanid-resistente Atmung (Azcon-Bieto et al., 1983).

Der Zusammenhang von Kohlenhydratkonzentration und Respirationsraten ist in der Literatur beschrieben (Azcon-Bieto und Osmond, 1983; Tjoelker et al., 1999), wobei Tjoelker et al. (1999) einen linearen Zusammenhang von Kohlenhydratkonzentration und Respiration berechneten.

Dieser Einfluß der Kohlenhydrate auf die Respiration pro Stickstoff mag erklären, daß in einigen Arbeiten nur ein schwacher oder kein Zusammenhang von Respiration und Stickstoffkonzentration ermittelt wurde, wenn die Kohlenhydratkonzentration nicht berücksichtigt wurde (Byrd et al., 1992; Mitchell et al., 1999).

Einfluß der CO₂-Konzentration

In den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage wiesen Pflanzen, die in erhöhter CO₂-Konzentration gewachsen waren, deutlich höhere Respirationskoeffizienten pro Stickstoff auf als die Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration. Dieser Unterschied konnte nur zum Teil durch die höheren Konzentrationen an Kohlenhydraten erklärt werden.

Dies entspricht einigen in der Literatur beschriebenen Ergebnissen, bei denen Pflanzen, die unter erhöhten CO₂-Konzentrationen gewachsen sind höhere Respirationskoeffizienten pro Stickstoff aufwiesen als Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration. Dies ging häufig mit erhöhten Kohlenhydratkonzentrationen einher (Mitchell et al., 1995; Tjoelker et al., 1999). Eine Erklärung für die höheren Respirationskoeffizienten könnte in der, unter erhöhter CO₂-Konzentration bei gleicher Stickstoffkonzentration, höheren Wachstumsrate zu finden sein. Andererseits wurde häufig beobachtet, daß die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff bei Pflanzen, die in erhöhten CO₂-Konzentrationen gewachsen waren, unverändert waren gegenüber Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration (Curtis, 1996; Curtis und Wang, 1998; Will und Ceulemans, 1997).

Eine Ursache für diese unbefriedigenden Resultate: mal wird für Pflanzen, die unter erhöhter CO₂-Konzentration gewachsen sind, eine erhöhte Respiration pro Stickstoff gemessen – mal nicht, mag in einem direkten Einfluß der CO₂-Konzentration während der Messungen auf die Respiration oder in methodischen Problemen bei der Messung zu finden sein. Häufig wurde ein direkter Effekt der CO₂-Konzentration während der Messung auf die Respiration gemessen, wobei eine erhöhte CO₂-Konzentration während der Messung die Respiration unterdrückte (Amthor et al., 1992). Neuerdings wird dieser direkte Effekt der CO₂-Konzentration auf die Respiration in Frage gestellt und auf Probleme während der Messungen zurückgeführt (Amthor, 2001). Im Rahmen dieser Arbeit habe ich keinen direkten Einfluß der CO₂-Konzentration auf die Respiration beobachtet (siehe Abbildung 4.3 auf Seite 79).

Beschreibung der Respiration anhand der Zustandsgrößen

Zum Abschluß möchte ich das Problem ansprechen, daß die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff auch nach Berücksichtigung von Temperatur und Kohlenhydratkonzentration um den Faktor drei streuen, in dieser Arbeit, aber auch in anderen Arbeiten (siehe Tabelle 6.6).

Die Respiration ist ein Fluß, der durch Prozesse verursacht wird, die nur zum Teil und unter bestimmten Bedingungen durch die Stickstoff- und Kohlenhydratkonzentration be-

stimmt werden. Nach Cannell und Thornley (2000) wird die im Dunkeln gemessenen „Rest-Respiration“ überwiegend durch folgende Prozesse verursacht: Proteinturnover, Phloembeladung, Aufrechterhaltung von Ionenkonzentrationen und Gradienten, Bewegungen innerhalb der Zellen, Wärmeproduktion und Futile-Cycles. Die Zustandsgrößen Stickstoffkonzentration und Kohlenhydratkonzentration können daher nur bedingt geeignet sein um die Respiration zu erklären (Cannell und Thornley, 2000).

Die gemessene Konzentration an Stickstoff kann als Proxy für die Konzentration an Proteinen angesehen werden. Allerdings ist der Anteil des Proteins am gesamten Stickstoff variabel, so daß hier schon Unsicherheiten entstehen. Die Respiration wird aber nicht durch die Proteine an sich verursacht, sondern durch das Turnover dieser Proteine, enzymatische Prozesse, deren Umsatzrate mit steigender Temperatur zunimmt, die aber auch durch andere Größen, wie z.B. pH-Wert in der Zelle, beeinflusst werden kann.

Die zweite Größe, die für die Erklärung der Respiration herangezogen wurde, ist die Konzentration an Kohlenhydraten. Die Kohlenhydrate haben hierbei zwei Aspekte, zum einen sind sie Substrat der Atmung und sollten dementsprechend die Atmung limitieren, wenn sie in geringen Konzentrationen vorliegen. Diese Annahme bestätigte sich in dieser Arbeit und in anderen Arbeiten (Berlekamp et al., 1991; Tjoelker et al., 1999). Zum anderen stellen Kohlenhydrate den größten Anteil der Substanzen dar, mit denen das Phloem beladen wird. Der Fluß Phloembeladung bedarf Energie, die im Dunkeln aus der Respiration zur Verfügung gestellt wird. Die Konzentration der Kohlenhydrate innerhalb der Zelle ist dann ein gutes Maß für den Fluß Phloembeladung, wenn die Phloembeladung überwiegend von der Konzentration der Kohlenhydrate abhängt. Solange die Kohlenhydrate im Blatt nicht durch geringe Konzentration limitieren, wird der Transport im Phloem aber von der Entladungsseite kontrolliert. Hohe Konzentrationen an Kohlenhydraten sind also auf der einen Seite Voraussetzung für eine hohe Rate der Phloembeladung, auf der anderen Seite können sie aber auch das Ergebnis einer Kohlenhydrat-Akkumulation bei geringer Rate der Phloembeladung sein.

Die Respiration läßt sich offensichtlich nur unbefriedigend anhand der Zustandsgrößen Stickstoffkonzentration, Kohlenhydratkonzentration und Temperatur voraussagen, da die Zustandsgrößen die Prozesse, die die Respiration ausmachen, nur ungenügend beschreiben.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

- Die Respirationskoeffizienten pro Trockengewicht waren in den Experimenten i.e. proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter, sofern sie nicht durch geringe Konzentrationen an Kohlenhydraten begrenzt wurden.
- Die Respirationskoeffizienten pro Stickstoff waren über weite Bereiche der Kohlenhydratkonzentration i.e. konstant. Bei geringen Konzentrationen an Kohlenhydraten wurde die Respiration durch die Kohlenhydratkonzentration limitiert.
- Blätter, die unter erhöhten CO₂-Konzentrationen gewachsen waren, wiesen im Mittel deutlich höhere Respirationskoeffizienten pro Stickstoff auf als Blätter aus aktueller CO₂-Konzentration. Dieser Effekt konnte nur zu einem geringen Teil durch die höhere Konzentration an Kohlenhydraten erklärt werden.

- Ungeklärt ist in der Literatur der direkte Einfluß der CO₂-Konzentration während der Messung auf die Respiration. In dieser Arbeit wurde kein direkter Einfluß beobachtet.
- Innerhalb dieser Arbeit und auch innerhalb anderer Untersuchungen traten extrem große Schwankungen der Respirationskoeffizienten pro Stickstoff auf, auch wenn Temperatur und Konzentration an Kohlenhydraten berücksichtigt wurde. Die Dunkelrespiration läßt sich offensichtlich nur ungenau anhand der Zustandsgrößen Temperatur, Stickstoffkonzentration und Kohlenhydratkonzentration beschreiben.

Insgesamt deuten die Ergebnisse darauf hin, daß die Prozesse, die zur Dunkelrespiration beitragen, Proteinturnover, Phloembeladung, Aufrechterhaltung von Ionenkonzentrationen und Gradienten, Bewegungen innerhalb der Zellen, Wärmeproduktion und Futile-Cycles, bei Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration in der Summe stimuliert werden, sofern man sie auf den Stickstoffgehalt der Blätter bezieht.

6.4 Bedeutung für den CO₂-Düngeeffekt

6.4.1 Das Niveau der aktuellen CO₂-Konzentration

In den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage hatte die Wasserversorgung der Pflanzen keinen wachstumsbegrenzenden Einfluß und die räumliche Begrenzung spielte eine untergeordnete Rolle, so daß das Wachstum der Pflanzen durch das unterschiedliche Angebot an Mineralstoffen geprägt war. Die unterschiedlichen CO₂-Varianten hatten demgegenüber einen geringen Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen.

Dies überrascht nicht, da die Konzentration der Mineralstoffe in den unterschiedlichen Düngevarianten über den gesamten für die Pflanzen relevanten Konzentrationsbereich gespreizt war: keine Mineralstoffe in Düngevariante N0 bzw. Mineralstoffe im Überschuß in Düngevariante N25. Die CO₂-Konzentration wurde hingegen nur auf relativ hohem Niveau variiert, wenn man die Reaktion der Pflanzen aus Experimenten mit CO₂-Konzentrationen zwischen 100 und 1000 ppmV als Maßstab zugrunde legt: CO₂-Konzentration unterhalb der aktuellen scheinen das Pflanzenwachstum deutlich zu limitieren, wohingegen das Pflanzenwachstum oberhalb der aktuellen CO₂-Konzentration in eine Sättigung übergeht (Dippert et al., 1995; Amthor, 2001).

6.4.2 Der Stickstoffhaushalt prägt den CO₂-Düngeeffekt

Ergebnisse aus Experimenten

Unter den Bedingungen der Experimente im Phytotron und auf der FACE-Anlage, unter denen das Stickstoffangebot das Wachstum limitierte, war der CO₂-Düngeeffekt in etwa proportional zur zusätzlichen Stickstoffaufnahme der Pflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration. Eine Steigerung der Stickstoffproduktivität bewirkte eine Parallelverschiebung dieser Proportionalität, hatte aber einen vergleichsweise geringen Einfluß auf den CO₂-Düngeeffekt (siehe Abbildung 5.4 auf Seite 100).

Der stärkste CO₂-Düngeeffekt, relativ gemessen, trat bei relativ geringem bis gutem Nährstoffangebot auf, wenn die Pflanzen unter diesen Bedingungen mehr Stickstoff aufnehmen

konnten als in aktueller CO_2 -Konzentration. Wenn die Pflanzen die Stickstoffaufnahme unter erhöhter CO_2 -Konzentration nicht steigern konnten blieb der CO_2 -Düngeeffekt ganz aus (N0 im Phytotron) oder war gering (N1 im Phytotron). In der höchsten Düngestufe war die relative Reaktion auf erhöhte CO_2 -Konzentrationen gering, was auf den begrenzten Raum zurückgeführt wurde.

Zu analogen Ergebnissen kommen Johnson et al. (1998): sie beobachteten den stärksten CO_2 -Düngeeffekt bei moderatem Stickstoffmangel. Anders als generell in der Literatur beschrieben (McGuire et al., 1995; Curtis und Wang, 1998), wurde in diesen Experimenten also keine generelle Limitation des CO_2 -Düngeeffektes durch geringes Nährstoffangebot beobachtet. Der CO_2 -Düngeeffekt war annähernd proportional zur zusätzlichen Aufnahme von Stickstoff und der stärkste CO_2 -Düngeeffekt trat bei relativ geringem Stickstoffangebot auf.

Bedeutung der Art des Nährstoffangebotes im Experiment

Diese unterschiedlichen Ergebnisse lassen sich eventuell aus der unterschiedlichen Art des Nährstoffangebotes in den verschiedenen Experimenten erklären: Düngung mit festgesetzten Mengen oder Nährlösung mit konstanter Konzentration.

Das Angebot an Nährstoffen ist immer dann über die Menge begrenzt, wenn mit festgelegten Mengen gedüngt wird. Wenn die Pflanzen unter aktueller CO_2 -Konzentration dieses Angebot ausschöpfen, so haben die Pflanzen in erhöhter CO_2 -Konzentration keine Möglichkeit die Nährstoffaufnahme zu steigern. In diesen Fällen ist eine Wachstumsförderung durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen gering, da sie allein auf einer höheren Stickstoffproduktivität beruht. Bei einem Angebot der Nährstoffe in begrenzten Mengen hängt der CO_2 -Düngeeffekt also in erster Linie davon ab, inwieweit die Pflanzen unter geringer CO_2 -Konzentration das Nährstoffangebot ausschöpfen. Je geringer das Angebot an Nährstoffen ist, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Pflanzen unter der geringeren CO_2 -Konzentration das Angebot vollständig ausschöpfen.

Bei einem Angebot der Nährstoffe in Nährlösung mit konstanter Konzentration wird die Nährstoffverfügbarkeit für die Pflanzen durch die verschiedenen Konzentrationen in der Nährlösung variiert, aber das Angebot ist theoretisch unbegrenzt. Eine höhere Aufnahmerate unter erhöhter CO_2 -Konzentration hat, abgesehen von Diffusionsprozessen, keinen Einfluß auf die Verfügbarkeit. Pflanzen unter erhöhter CO_2 -Konzentration können - theoretisch - unbegrenzt mehr Stickstoff aufnehmen als Pflanzen unter aktueller CO_2 -Konzentration. Die Wachstumssteigerung ist in erster Linie davon abhängig, inwieweit es den Pflanzen bei Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration gelingt mehr Stickstoff aufzunehmen als bei Wachstum unter geringerer CO_2 -Konzentration.

Diese Abhängigkeit des CO_2 -Düngeeffektes von der zusätzlichen Aufnahme an Stickstoff kam in den Experimenten im Phytotron und auf der FACE-Anlage deutlich zum Ausdruck (siehe Abbildung 5.4 auf Seite 100).

Die Bedeutung der Art des Nährstoffangebotes für die Reaktion der Pflanze auf erhöhte CO_2 -Konzentrationen ist auch in Anhang E) an einem einfachen Modell demonstriert.

Bedeutung für Ökosysteme

In Ökosystemen nehmen Pflanzen Stickstoff in überwiegendem Maße aus der Bodenlösung auf, in weitaus geringerem Maße durch Fixierung von Luftstickstoff in Symbiose mit Mikroorganismen (siehe Tabelle 1.3 auf Seite 12). Die Menge an verfügbaren Nährstoffen in der Bodenlösung ist dabei das Ergebnis eines Fließ(un)gleichgewichtes aus Zuflüssen und Abflüssen.

In dem Modell für den Stickstoffhaushalt der Biosphäre im HRBM, wie es in der Einleitung vorgestellt wurde (Abbildung 1.2 auf Seite 11), wird der verfügbare Stickstoff in der Bodenlösung als Pool verfügbarer Stickstoff (AVN) bezeichnet. Die Größe des Pools AVN ist das Ergebnis der Zuflüsse (Absterben der Mikroorganismen (MIMN) und Stickstoffdeposition (DEPN)) und der Abflüsse (Aufnahme durch die Mikroorganismen (MIGN), Produktion von N_2O und N_2 (N_2ON), Auswaschung (LEAN) und Aufnahme durch die Pflanzen (AVUN)). Der Pool der Mikroorganismen ist dabei eng an den Abbau von Bestandesabfall (LDN) und somit über die Produktion von Bestandesabfall (LPN) an die Produktion von Phytomasse (NPPN) gebunden. Dies bedeutet, daß eine ganze Reihe von Prozessen im Stickstoffhaushalt der Biosphäre den Pool des verfügbaren Stickstoffes beeinflussen.

In der intensiven Landwirtschaft wird die Menge an Stickstoff in der Bodenlösung in erster Linie durch die (Mineral)Düngung geprägt. Im Modell für den Stickstoffhaushalt entspricht die Mineraldüngung einem offenen Fluß in die Biosphäre, der nicht durch die Biosphäre beeinflusst wird und durch den Stickstoff in beliebiger Menge in die Biosphäre eingebracht werden kann. Eine starke Düngung kann daher den CO_2 -Düngeeffekt in der Landwirtschaft verstärken (Amthor, 2001), birgt aber eine Reihe von Risiken für die Umwelt (Mengel, 1991).

In natürlichen Ökosystemen ist das Nährstoffangebot hingegen durch die Prozesse in der Biosphäre geprägt. Der Einfluß einer erhöhten CO_2 -Konzentration der Atmosphäre auf den Stickstoffhaushalt von natürlichen Ökosystemen ist daher durch eine Reihe von Rückkopplungen gekennzeichnet: zum einen Verknappung des für Pflanzen verfügbaren Stickstoffs in der Bodenlösung durch verstärkte Festlegung von Stickstoff in Phytomasse, Litter und mikrobieller Biomasse; zum anderen eventuell langfristige Akkumulation von Stickstoff in der Biosphäre durch verstärkte Fixierung oder verringerte Verluste durch Auswaschung und Produktion von N_2O und N_2 (Melillo et al., 1991; Mooney et al., 1991, 1999; Rastetter et al., 1991; Ceulemans und Mousseau, 1994; Kirschbaum et al., 1994, 1998; Thornley, 1996; Cannell und Thornley, 1998; McMurtrie et al., 2000).

In Simulationen mit Modellen, die den Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt für Pflanzenbestände auf der Basis von wesentlichen Prozessen berechnen, wurde ein dauerhafter CO_2 -Düngeeffekt durch die Verfügbarkeit von Stickstoff begrenzt, wobei diese Begrenzung durch eine Anreicherung von Stickstoff in der Biosphäre kompensiert werden konnte (Thornley, 1996; Cannell und Thornley, 1998; McMurtrie et al., 2000).

Wenn es im Verlauf der Simulation zu einer Anreicherung von Stickstoff in der Biosphäre kam, konnten stickstoffarme Ökosysteme langfristig einen stärkeren CO_2 -Düngeeffekt aufweisen als stickstoffreiche Ökosysteme (Cannell und Thornley, 1998). Also kann man auch für natürliche Ökosysteme nicht von einem generell geringeren CO_2 -Düngeeffekt in stickstoffarmen Ökosystemen ausgehen.

In den Modellen führte eine erhöhte CO_2 -Konzentration dann zu einer Anreicherung von Stickstoff in der Biosphäre, wenn die Verluste durch Auswaschung und Denitrifizierung

aufgrund geringerer Stickstoffkonzentrationen in der Bodenlösung zurückgingen (Cannell und Thornley, 1998), oder wenn die Aufnahme durch Fixierung gesteigert war (Thornley, 1996; Cannell und Thornley, 1998; McMurtrie et al., 2000). Um den langfristigen CO₂-Düngeeffekt zu beeinflussen mußte die Änderung der Flüsse Denitrifizierung, Auswaschung oder Stickstoff-Fixierung nicht groß sein, der Effekt wuchs mit der Zeit.

Die Fixierung von Luftstickstoff ist für Pflanzen dann sinnvoll, wenn viel Energie aus Licht in Form von Kohlenhydraten zur Verfügung steht, aber wenig Stickstoff aus der Bodenlösung. In vielen Experimenten an Einzelpflanzen wurde unter erhöhter CO₂-Konzentration eine gesteigerte Fixierung beobachtet (Reddy et al., 1989; Crush, 1994; Serraj et al., 1998; Hungate et al., 1999; Louis et al., 1999; Schortemeyer et al., 1999; Luscher et al., 2000). Eine Steigerung der Fixierung wurde durch den Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf den Stickstoffstatus der Pflanzen möglich, da dies zu einer Verschiebung der Allokation von Stickstoff in die Wurzeln und damit zur verstärkten Ausbildung von Wurzelknöllchen führte, erhöhte Saccharosekonzentrationen hatten keinen direkten Effekt auf die Fixierungsraten pro Wurzelknöllchen (Schortemeyer et al., 1999; Cabrerizo et al., 2001). Auch in FACE-Experimenten im Freiland stimulierte die erhöhte CO₂-Konzentration die Fixierung von Luftstickstoff (Louis et al., 1999; Luscher et al., 2000; Dakora und Drake, 2000). Die gesamte Menge an assimiliertem Stickstoff war dadurch jedoch unverändert (Matamala und Drake, 1999; Dakora und Drake, 2000) bzw. nur leicht erhöht (Arnone, 1999).

Die Modell-Experimente wurden für Pflanzenbestände ohne eine Limitation des Wachstums durch Wassermangel durchgeführt. Unter diesen Umständen war der langfristige CO₂-Düngeeffekt von der Fähigkeit der Biosphäre geprägt unter erhöhten CO₂-Konzentrationen Stickstoff zu akkumulieren. Eine Steigerung der Stickstoffproduktivität hatte demgegenüber langfristig einen geringen Einfluß auf den CO₂-Düngeeffekt.

Da die Akkumulation von Stickstoff in der Biosphäre wesentlich für den CO₂-Düngeeffekt zu sein scheint und durch eine ganze Reihe von Prozessen des Kohlenstoff- und Stickstoffhaushaltes beeinflusst wird, kommen Cannell und Thornley (1998) zu dem Schluß, daß der CO₂-Düngeeffekt nur sinnvoll mit Modellen abgeschätzt werden kann, die die maßgeblichen Prozesse des Stickstoff- und Kohlenstoffhaushaltes der Biosphäre enthalten.

6.4.3 Bedeutung für die Berechnung des CO₂-Düngeeffektes

Nachdem sich gezeigt hat, daß es notwendig ist den langfristigen CO₂-Düngeeffekt mit Modellen zu untersuchen, die die wesentlichen Prozesse des Kohlenstoff- und Stickstoffhaushaltes der Biosphäre enthalten, stellt sich die Frage, ob und wie die Parameter in den Modellen zur Berechnung dieser Prozesse durch das Wachstum unter erhöhten CO₂-Konzentrationen beeinflusst werden.

Die Experimente im Phytotron und auf der FACE-Anlage ergaben für die Prozesse Stickstoff-Aufnahme, Stickstoff-Allokation, Kohlenstoff-Allokation, Regulation der Stomatikonduktanz, Photosynthese und Respiration vor dem Hintergrund der aktuellen Literatur folgende Ergebnisse:

- Alle untersuchten Prozesse und fast alle untersuchten Parameter in den Modellen für diese Prozesse wurden durch den Stickstoffstatus der Pflanzen beeinflusst.

- Das Wachstum unter erhöhten CO₂-Konzentrationen veränderte den Stickstoffstatus der Pflanzen deutlich: die Konzentration an löslichen Kohlenhydraten und Stärke im Blatt war erhöht, die Stickstoffkonzentration im Gewebe war in allen Organen verringert.
- Der Einfluß des Stickstoffstatus auf die Prozesse war im wesentlichen unabhängig davon, ob der Stickstoffstatus durch Variation der Düngung oder durch Variation der CO₂-Konzentration der Atmosphäre verändert wurde.
- Für die untersuchten Prozesse konnte der Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration der Atmosphäre auf die Modellparameter im wesentlichen durch den Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf den Stickstoffstatus der Pflanzen erklärt werden. Ausnahmen bildeten der Respirationskoeffizient pro Stickstoff und die CO₂-Sensitivität der Ionenkanäle.

Der Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf die CO₂-Sensitivität der Ionenkanäle kompensierte weitgehend den Einfluß auf die maximale Stomatakonduktanz, so daß die resultierende Regulation der Stomata nur wenig verändert war.

Die Ergebnisse dieser Arbeit legen für die untersuchten Prozesse und Modelle, mit Ausnahme der Respiration, nahe, daß die Paramterisierung an Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration angemessen ist, um den CO₂-Düngeeffekt zu bestimmen – sofern die Modelle den Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf den Stickstoffstatus der Pflanzen berücksichtigen.

Kapitel 7

Zusammenfassung

Der Begriff „CO₂-Düngeeffekt“ beschreibt das verstärkte Wachstum von Pflanzen als Folge einer Zunahme der atmosphärischen CO₂-Konzentration. Durch diesen Effekt wurde in der Vergangenheit ca. 25% des durch menschliche Aktivitäten emittierten CO₂ in der Biosphäre festgelegt. Dieses CO₂ trug damit nicht zu einem weiteren Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration und den damit verbundenen Risiken für das Klima bei. Über das Ausmaß des in Zukunft zu erwartenden CO₂-Düngeeffektes und über die Interaktion mit anderen Umwelteinflüssen, insbesondere Klimaänderungen und Verfügbarkeit von Mineralstoffen, herrscht noch große Unsicherheit.

Das Wachstum der Pflanzen ist derzeit in weiten Bereichen der Erde durch eine geringe Verfügbarkeit von Stickstoff begrenzt. Die Bedeutung der Mineralstoffe für den CO₂-Düngeeffekt wurde daher am Beispiel des Stickstoffes untersucht.

Um den CO₂-Düngeeffekt zu prognostizieren, werden in zunehmenden Maße Modelle genutzt, die das Pflanzewachstum auf der Basis wesentlicher Prozesse im Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt der Pflanzen berechnen. Im Rahmen dieser Arbeit wurde untersucht, wie sich Koeffizienten dieser Modelle durch Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration ändern und ob diese Änderung durch den Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf das Verhältnis von Stickstoff- zu Kohlenstoffhaushalt (Stickstoffstatus) der Pflanzen erklärt werden kann.

Folgende Prozesse aus dem Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen wurden untersucht: Stickstoffaufnahme aus der Bodenlösung, Allokation von Stickstoff und Kohlenstoff, Regulation der Stomatakonduktanz, Photosynthese und Respiration.

In den Experimenten wurden zwei-jährige Bäume der Arten *Acacia melanoxylon*, *Acacia dealbata*, *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Eucalyptus pauciflora*, *Quercus ilex*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und *Pseudotsuga menziesii* über mehrere Monate bei konstanten Wachstumsbedingungen in Klimakammern bei CO₂-Konzentrationen von 380 bzw. 1000 ppmV exponiert. Die Nährstoffversorgung erfolgte über tägliches Gießen mit kompletter Nährlösung in vier verschiedenen Konzentrationen: 0, 1, 5 und 25 mmol(N) l⁻¹. In einem Zusatzexperiment wurde *Chenopodium album* bei gleicher Nährstoffversorgung für fünf Wochen während ihrer vegetativen Wachstumsphase in einem FACE-System bei CO₂-Konzentrationen von 400 und 510 ppmV exponiert.

Durch das tägliche Gießen mit Nährlösung sollte die Nährstoffkonzentration an den Feinwurzeln und dadurch der Stickstoffstatus der Pflanzen im Verlauf der Exposition konstant

gehalten werden, so daß die Stickstoffkonzentration der Pflanzen am Ende der Exposition den Stickstoffstatus während der Exposition widerspiegelt.

Zu Beginn und am Ende der Exposition wurden Trockengewicht und Stickstoffkonzentration von Sproß, Blatt, Wurzel und Feinwurzeln bestimmt. Während der Exposition wurden Blätter zur Bestimmung der Kohlenhydratkonzentration geerntet und Gaswechsellmessungen an Blättern zur Bestimmung der Stomatakonduktanz, der Photosynthese und der Respiration durchgeführt.

Pflanzen, die unter erhöhter CO₂-Konzentration gewachsen waren, enthielten am Ende der Exposition mehr Stickstoff und erreichten ein höheres Trockengewicht als Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration. Die Pflanzen, die die Stickstoffmenge unter erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber Pflanzen aus aktueller CO₂-Konzentration am deutlichsten steigern konnten, wiesen auch den deutlichsten Unterschied des Trockengewichtes auf. Dies waren überwiegend die Pflanzen aus den mittleren Düngestufen N1 und N5. Eine generelle Limitation des CO₂-Düngeeffektes durch geringe Stickstoffkonzentrationen in der Nährlösung wurde nicht beobachtet.

Die erhöhten CO₂-Konzentrationen verschoben den Stickstoffstatus der Pflanzen deutlich zugunsten des Kohlenstoffhaushaltes: Pflanzen, die unter erhöhten CO₂-Konzentrationen gewachsen waren, wiesen höhere Konzentrationen der Kohlenhydrate Glucose, Fructose, Saccharose und Stärke und geringere Stickstoffkonzentrationen auf. Die Verschiebung der Stickstoffkonzentration war dabei im Blatt deutlicher ausgeprägt als in den anderen Organen. Es ist anzunehmen, daß bei gleichem Verhältnis der Konzentrationen an löslichen stickstoffhaltigen Verbindungen zu löslichen kohlenstoffhaltigen Verbindungen das Niveau der Konzentrationen unter erhöhter CO₂-Konzentrationen gegenüber aktueller CO₂-Konzentrationen angehoben war.

Die relative Aufnahmerate der Feinwurzeln für Stickstoff stieg mit zunehmender Düngestufe und war in den Klimakammern bei Düngestufe N5, im FACE-Experiment bei N25 gesättigt. Ein Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration war in den Klimakammern bei geringem Stickstoffangebot und im FACE-Experiment nicht festzustellen. Im Experiment in den Klimakammern war die relative Aufnahmerate bei hohem Stickstoffangebot unter erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber der Aufnahmerate in aktueller CO₂-Konzentration deutlich erhöht. Da die Strahlung in den Klimakammern im Vergleich zu Tageslicht gering war, könnten die Aufnahmeraten bei hohem Stickstoffangebot durch die Saccharose-Konzentration limitiert gewesen sein. Dieser Limitation könnte durch erhöhte CO₂-Konzentrationen gemildert worden sein.

Die Allokation von Stickstoff- und Kohlenstoff auf die Organe Blatt, Sproß, Wurzel und Feinwurzel wies einen deutlichen Zusammenhang mit der Stickstoffkonzentration der Pflanzen am Ende der Exposition und damit mit dem Stickstoffstatus während der Exposition auf: verstärkte Allokation in Blatt und Sproß bei hoher Stickstoffkonzentration, verstärkte Allokation in Wurzel und Feinwurzel bei geringer Stickstoffkonzentration. Im Zusammenhang mit der Auswertung von Angaben aus der Literatur erscheint es sehr wahrscheinlich, daß Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentrationen den Zusammenhang von Stickstoffstatus und Allokation nicht verändert.

Zur Bestimmung von Stomatakonduktanz und Photosynthese der Blätter wurde der Gaswechsel bei Lichtsättigung, konstanten Temperaturen und innerhalb einer Meßreihe variierten CO₂-Konzentrationen gemessen (100–200–360–700–1400 ppmV).

Die Reaktion der Stomatakonduktanz auf die interzelluläre CO_2 -Konzentration (C_i) wurde anhand des Stomatamodells von Hoffstadt (2000) ausgewertet. In diesem Modell wird die Stomatakonduktanz ausgehend von der maximalen Stomatakonduktanz durch den Einfluß von Umweltfaktoren auf regulierbare Ionenpumpen und Ionenkanäle berechnet. Im Modell pumpen die Ionenpumpen Ionen in die Schließzellen, wirken somit Stomata-öffnend. Durch die Ionenkanäle diffundieren Ionen aus den Schließzellen heraus, was schließende Wirkung auf die Stomata hat. Die Ionenpumpen reagieren auf Licht und Bodenfeuchte, die Ionenkanäle auf C_i . Untersucht wurde der Einfluß der Stickstoffkonzentration der Blätter und der CO_2 -Konzentration während des Wachstums auf die maximale Stomatakonduktanz, die maximale Pumprate der Ionenpumpen und die CO_2 -Sensitivität der Ionenkanäle.

Die maximale Stomatakonduktanz war abhängig von der Stickstoffkonzentration der Blätter: je geringer die Stickstoffkonzentration, desto geringer die maximale Stomatakonduktanz. Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration änderte diesen Zusammenhang nicht. Die maximale Pumprate der Ionenpumpen war unabhängig von der Stickstoffkonzentration der Blätter und von der CO_2 -Konzentration während des Wachstums. Dies führte zu der Annahme, daß die Pflanzen die Dichte der Stomata auf der Blattfläche in Abhängigkeit von ihrem Stickstoffstatus variieren, die einzelnen Stomata aber immer ähnlich mit Enzymen ausstatten. Die CO_2 -Sensitivität der Ionenkanäle nahm mit steigender Stickstoffkonzentration der Blätter ab. Dies bedeutet, daß die Tendenz der Stomata bei hohen interzellulären CO_2 -Konzentrationen zu schließen mit steigender Stickstoffkonzentration der Blätter abnahm. Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration hatte einen deutlichen Einfluß auf diesen Zusammenhang: Blätter die in erhöhter CO_2 -Konzentration gewachsen waren, wiesen bei gleicher Stickstoffkonzentration gegenüber Blättern aus aktueller CO_2 -Konzentration eine geringere CO_2 -Sensitivität der Ionenkanäle auf. Über weite Bereiche der interzellulären CO_2 -Konzentration glich die geringere CO_2 -Sensitivität der Ionenkanäle der Pflanzen aus erhöhten CO_2 -Konzentrationen ihre geringere maximale Stomatakonduktanz gerade aus.

Zur Bestimmung der Reaktion der Photosynthese auf C_i wurden die Meßreihen in Anlehnung an das Modell von Farquhar und von Caemmerer (1982) ausgewertet. Bestimmt wurde der Einfluß der Stickstoffkonzentration auf die Carboxylierungseffizienz, die maximale Assimilationsrate bei C_i über 700 ppmV und auf den CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation. Alle drei Parameter waren deutlich von der Stickstoffkonzentration der Blätter abhängig. Die Carboxylierungseffizienz stieg mit der Stickstoffkonzentration, wobei innerhalb der Arten eine deutliche Tendenz zur Sättigung zu erkennen war. Die maximale Assimilationsrate stieg in etwa linear mit der Stickstoffkonzentration. Der CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation sank mit steigender Stickstoffkonzentration. Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration beeinflusste die Abhängigkeit der drei Parameter von der Stickstoffkonzentration nicht wesentlich.

Die Respiration wurde am Ende einer Lichtphasen und am Ende einer Dunkelphase gemessen, anschließend wurden die Stickstoff- und Kohlenhydratkonzentrationen bestimmt. Innerhalb einer Meßreihen wurde die Temperatur variiert, ermittelt wurde die Temperaturabhängigkeit der Respiration und der Respirationskoeffizient bei Standardtemperatur. Die Temperaturabhängigkeit der Respiration wurde weder durch die Stickstoffkonzentration der Blätter noch die CO_2 -Konzentration während des Wachstums beeinflusst. Die Respirationskoeffizienten waren bei hohen Kohlenhydratkonzentrationen in den Blättern in etwa proportional zur Stickstoffkonzentration der Blätter. Bei geringen Kohlenhydratkonzentrationen wurde die Respiration deutlich durch Kohlenhydratmangel limitiert. Blätter, die unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen gewachsen waren, wiesen deutlich höhere Respirationskoeffizienten pro Stickstoff auf als Blätter, die unter aktueller CO_2 -Konzentration gewachsen

waren. Der Einfluß der Wachstums CO_2 -Konzentration auf die Respirationskoeffizienten konnte nur zum Teil durch die höhere Konzentrationen an Kohlenhydraten in diesen Blättern erklärt werden.

Alle untersuchten Prozesse und fast alle untersuchten Parameter in den Modellen für diese Prozesse wurden durch den Stickstoffstatus der Pflanzen beeinflusst. Der Einfluß des Stickstoffstatus auf diese Prozesse war im wesentlichen unabhängig davon, ob der Stickstoffstatus durch Variation der Düngung oder durch Variation der CO_2 -Konzentration der Atmosphäre verändert wurde.

Der Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentration der Atmosphäre auf die untersuchten Modellparameter konnte, mit Ausnahme der CO_2 -Sensitivität der Ionenkanäle und der Respirationskoeffizienten pro Stickstoff, im wesentlichen durch den Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentration auf den Stickstoffstatus der Pflanzen erklärt werden. Der Stickstoffstatus der Pflanzen hingegen wurde durch Wachstum unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen gegenüber den Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration deutlich auf die Seite des Kohlenstoffhaushaltes verschoben.

Der Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentration auf den Stickstoffstatus führte dazu, daß Stickstoff vorzugsweise in die Stickstoffaufnahme und weniger in die Kohlenstoffassimilation investiert wurde. Dieser Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentration auf den Stickstoffhaushalt hatte enorme Folgen für das Pflanzenwachstum: die Steigerung des Trockengewichtes gegenüber Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration war in etwa proportional zur zusätzlichen Stickstoffaufnahme.

Da Stickstoffhaushalt und Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen über die Abhängigkeit der Prozesse vom Stickstoffstatus der Pflanzen eng gekoppelt sind, sollten prozeßorientierte Modelle zur Berechnung des Wachstums den Stickstoffhaushalt und damit den Stickstoffstatus der Pflanzen berücksichtigen. Wenn die Modelle den Stickstoffstatus der Pflanzen berücksichtigen, scheint für die untersuchten Prozesse, mit Ausnahme der Respiration, die Parameterisierung der Modelle anhand von Pflanzen aus aktueller CO_2 -Konzentration angemessen, um den CO_2 -Düngeeffekt zu berechnen.

Die Ergebnisse des Experiments deuten darauf hin, daß das Ausmaß des CO_2 -Düngeeffektes weniger durch eine Steigerung der Stickstoffproduktivität, sondern überwiegend dadurch geprägt wird, inwieweit es den Pflanzen unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen gelingt, mehr Stickstoff aufzunehmen. Dies unterstreicht die Bedeutung der Prozesse des Stickstoffhaushaltes im Boden und die Bedeutung der offenen Flüsse im Stickstoffhaushalt der Biosphäre für den CO_2 -Düngeeffekt.

Anhang A

Symbole und Konventionen

Tabelle A.1: Allgemeine Symbole und Konventionen

Symbol	Einheit	Bedeutung
Allgemeine Symbole:		
Bl	—	Blatt
Sp	—	Sproß
W	—	Wurzel
FW	—	Feinwurzel
GES	—	Summe aller Organe
Glu	g g^{-1}	Glucose-Konzentration pro TG bzw. Stickstoff
Fru	g g^{-1}	Fructose-Konzentration pro TG bzw. Stickstoff
Sac	g g^{-1}	Saccharose-Konzentration pro TG bzw. Stickstoff
St	g g^{-1}	Stärke-Konzentration pro TG bzw. Stickstoff
N_0	mmol ltr^{-1}	N-Konzentration der Nährlösung (FACE + 0.24)
N_1	mmol ltr^{-1}	N-Konzentration der Nährlösung (FACE + 0.24)
N_5	mmol ltr^{-1}	N-Konzentration der Nährlösung (FACE + 0.24)
N_{25}	mmol ltr^{-1}	N-Konzentration der Nährlösung (FACE + 0.24)
R_{CO_2}	—	CO_2 -Response-Faktor
r_{CO_2}	—	Mittelwert der CO_2 -Response-Faktoren
R_N	—	Stickstoff-Response-Faktor
r_N	—	Mittelwert der Stickstoff-Response-Faktoren
AL_{EAF}	m^{-2}	Blattfläche
C_{konz}	mg g^{-1}	Kohlenstoffkonzentration pro Trockengewicht
N_{konz}	mg g^{-1}	Stickstoffkonzentration pro Trockengewicht
PAR	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	photosynthetisch aktive Strahlung
PN	—	in Proteine eingebauter Stickstoff
SLA	$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$	Spezifische Blattfläche pro Trockengewicht
TG	g	Trockengewicht
t_1, t_2	—	Zeitpunkte

Tabelle A.2: Symbole und Konventionen: Stickstoffaufnahme, Stickstoffallokation und Kohlenstoffallokation

Symbol	Einheit	Bedeutung
Stickstoffaufnahme:		
$AVUN$	g d^{-1}	Stickstoff-Aufnahmes-Fluß
FWN	g	Stickstoff-Menge in den Feinwurzeln
$K_{m,RAR}$	mmol ltr^{-1}	Michaelis-Menten-Konstante für die Stickstoff-Aufnahmerate
N_{Dg}	mmol ltr^{-1}	Stickstoffkonzentration der Nährlösung
RAR_N	$\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$	relative Stickstoff-Aufnahmerate pro FWN
RAR_{max}	$\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$	maximale Stickstoff-Aufnahmerate pro FWN
Stickstoffallokation:		
ALN	g d^{-1}	Stickstoff-Allokations-Fluß
$k_{w,N}$	g g^{-1}	Anteil von MN der in Struktur N eingebaut wird
kal_N, Bl	g g^{-1}	Anteil des Stickstoffes, der in Blatt wird
kal_N, Sp	g g^{-1}	Anteil des Stickstoffes, der in Sproß eingebaut wird
kal_N, W	g g^{-1}	Anteil des Stickstoffes, der in Wurzel eingebaut wird
kal_N, FW	g g^{-1}	Anteil des Stickstoffes, der in Feinwurzel eingebaut wird
MN	g	Stickstoff-Menge in mobilen organischen Verbindungen
Kohlenstoffallokation:		
ALC	g d^{-1}	Kohlenstoff-Allokations-Fluß
$k_{w,C}$	g g^{-1}	Anteil von MN der in Struktur N eingebaut wird
kal_C, Bl	g g^{-1}	Anteil des Kohlenstoffes, der in Blatt eingebaut wird
kal_C, Sp	g g^{-1}	Anteil des Kohlenstoffes, der in Sproß eingebaut wird
kal_C, W	g g^{-1}	Anteil des Kohlenstoffes, der in Wurzel eingebaut wird
kal_C, FW	g g^{-1}	Anteil des Kohlenstoffes, der in Feinwurzel eingebaut wird
MC	g	Kohlenstoff-Menge in mobilen organischen Verbindungen

Tabelle A.3: Symbole und Konventionen: Stomatakonduktanz

Symbol	Einheit	Bedeutung
Stomatakonduktanz:		
ABA_L	mol s^{-1}	Abscisinsäureproduktion im Blatt
C_a	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	CO_2 -Stoffmengenanteil in der Außenluft
C_i	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	CO_2 -Stoffmengenanteil in den Interzellularen
c_g	mol m^{-3}	Ionenkonzentration in Schließzellen
c_s	mol m^{-3}	Ionenkonzentration in Nebenzellen
F_c	mol s^{-1}	schließender Ionenfluß
F_o	mol s^{-1}	öffnender Ionenfluß
f	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$	Umsetzungsfaktor von Druckverhältnissen in Leitfähigkeit
f_{ABA}	—	Pumpenhemmfaktor aufgrund von ABA
f_{PAR}	—	Pumpenaktivierungsfaktor aufgrund von PAR
f_0	—	Basisaktivität der Pumpen
g_{max}	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	maximale Blattleitfähigkeit für Wasserdampf
g_{st}	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leitfähigkeit der Stomata für Wasserdampf
g_w	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Blattleitfähigkeit für Wasserdampf
g_s	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Blattleitfähigkeit für CO_2
K_{m,C_i}	ppm	Michaelis-Menten-Konstante den C_i -Einfluß auf die Leckkonduktanz
k_c	$\text{m}^2 \text{m s}^{-1}$	Leckkonduktanz für den schließenden Ionenfluß
k_c^{max}	$\text{m}^2 \text{m s}^{-1} \text{ppm}^{-1}$	maximale Leckkonduktanz
k_c^0	$\text{m}^2 \text{m s}^{-1} \text{ppm}^{-1}$	minimale Leckkonduktanz
k_o	mol s^{-1}	Pumprate für den öffnenden Ionenfluß
$k_{o,0}$	mol s^{-1}	maximale Pumprate
$K_{m,p}$	MPa	Michaelis-Menten-Konstante für die Stomata-Öffnung
$K_{m,PAR}$	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Michaelis-Menten-Konstante für die Lichtaktivierung der Pumpen
k_{ABA}	$\text{m}^3 \mu\text{mol}^{-1}$	Koeffizient für die Wirkung von ABA auf die Pumpen
k_ψ	$\mu\text{mol m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$	Koeffizient der ABA-Synthese bei Bodentrockenheit
n_g	mol	Menge Ionen in Schließzellen
n_s	mol	Menge Ionen in Nebenzellen
n_{st}	m^{-2}	Stomatadichte
p	MPa	hydrostatischer Druck
p_g	MPa	hydrostatischer Druck der Schließzellen
p_s	MPa	hydrostatischer Druck der Nebenzellen
T_l	K	Blattemperatur
T_0	K	Referenztemperatur für die Pflanze
V_g	m^{-3}	Volumen der Schließzellen
V_s	m^{-3}	effektives Volumen der Nebenzellen
α	—	mechanischer Vorteil der Nebenzellen
ψ_r	MPa	Wasserpotential im wurzelnahen Bodenbereich

Tabelle A.4: Symbole und Konventionen: Assimilation und Respiration

Symbol	Einheit	Bedeutung
Assimilation:		
A	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Assimilationsrate
A_f	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ s}^{-1}$	Fluss Assimilation
A_{netto}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Netto-Assimilationsrate
A_0	$\mu\text{mol} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	A bei C_i gleich 0 ppmV
A_{max}	$\mu\text{mol} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	A bei C_i größer 700 ppmV
CE	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ ppmV}^{-1}$	Carboxylierungseffizienz
C_i	ppmV	interzelluläre CO_2 -Konzentration
I	$\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Strahlung
J_{max}	$\mu\text{Eq m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	maximale Elektronentransport-Kapazität
K_c	μbar	Michaelis-Menten Konstante der Carboxylierungsrate
K_o	mbar	Michaelis-Menten Konstante der Oxygenierungsrate
O	%	Sauerstoffkonzentration
Rd_{Licht}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	„Dunkel-Respiration“ im Licht
V_{cmax}	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	maximale Carboxylierungsrate
Γ	ppmV	CO_2 -Kompensationspunkt
Γ_*	ppmV	CO_2 -Kompensationspunkt der Assimilation
Respiration:		
Rd	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Dunkel-Respirationsrate
Rd_{25}	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Dunkel-Respirationsrate bei 25°C
kr	d^{-1}	Respirationskoeffizient pro Kohlenstoff
kr_N	d^{-1}	Respirationskoeffizient pro Stickstoff
Q_{10}	—	Temperaturabhängigkeit der Respiration

Anhang B

Anpassung des Stomatamodells an die Messungen

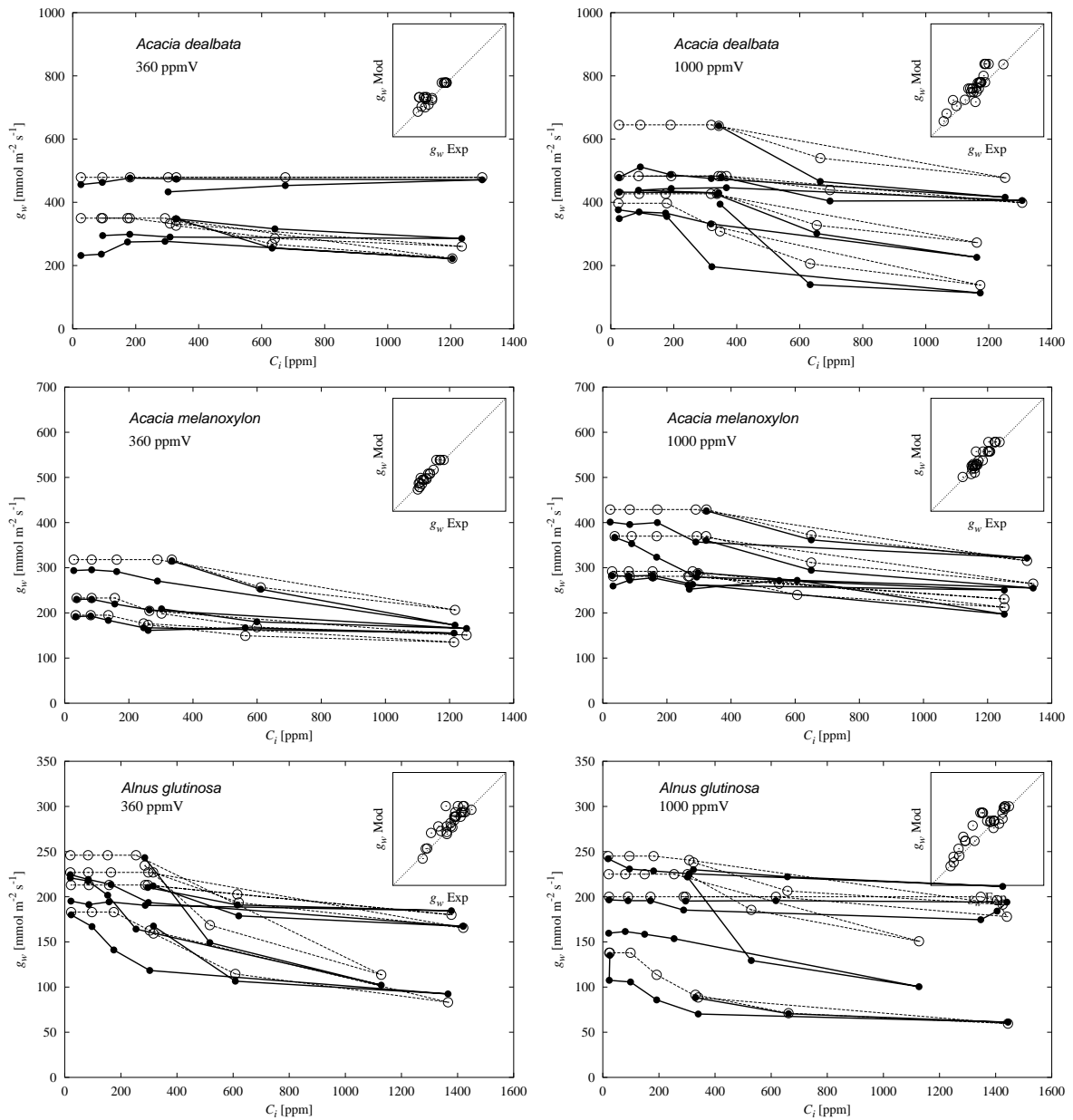


Abbildung B.1: Reaktion der Stomata auf die CO₂-Konzentration in den Interzellularen (C_i) aus Messungen (dunkle Symbole) im Vergleich zur Anpassung des Stomatamodells (helle Symbole) für *Acacia dealbata*, *Acacia melanoxylon*, *Alnus glutinosa*. In der Einsatzgraphik sind die Werte der simulierten Stomatakonduktanz ($g_w \text{ Mod}$) gegen die gemessenen Stomatakonduktanzen ($g_w \text{ Exp}$) aufgetragen.

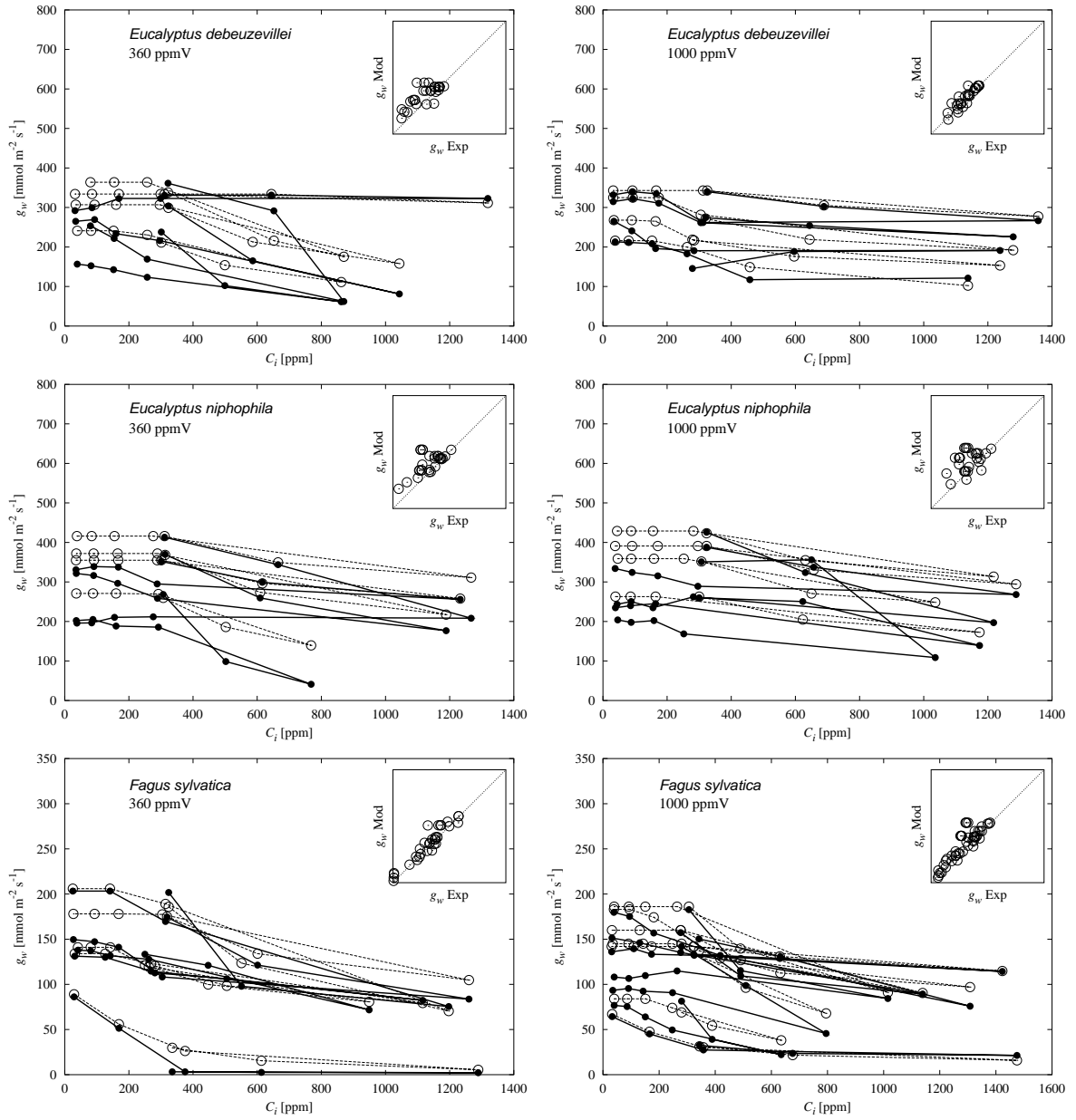


Abbildung B.2: Reaktion der Stomata auf die CO_2 -Konzentration in den Interzellularen (C_i) aus Messungen (dunkle Symbole) im Vergleich zur Anpassung des Stomatamodells (helle Symbole) für *Eucalyptus debeuzevillei*, *Eucalyptus niphophila*, *Fagus sylvatica*. In der Einsatzgraphik sind die Werte der simulierten Stomatakonduktanz ($g_w \text{ Mod}$) gegen die gemessenen Stomatakonduktanzen ($g_w \text{ Exp}$) aufgetragen.

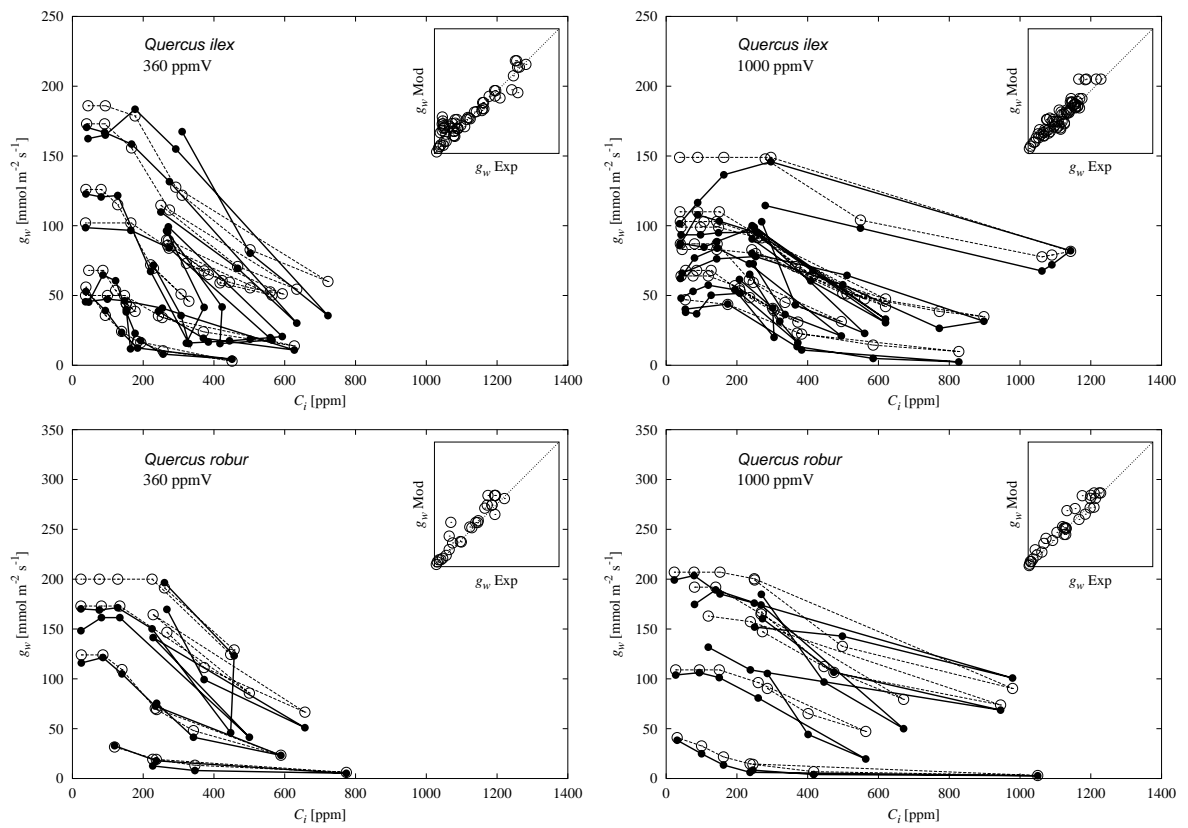


Abbildung B.3: Reaktion der Stomata auf die CO_2 -Konzentration in den Interzellularen (C_i) aus Messungen (dunkle Symbole) im Vergleich zur Anpassung des Stomatamodells (helle Symbole) für *Quercus ilex*, *Quercus robur*. In der Einsatzgraphik sind die Werte der simulierten Stomatakonduktanz ($g_w \text{ Mod}$) gegen die gemessenen Stomatakonduktanzen ($g_w \text{ Exp}$) aufgetragen.

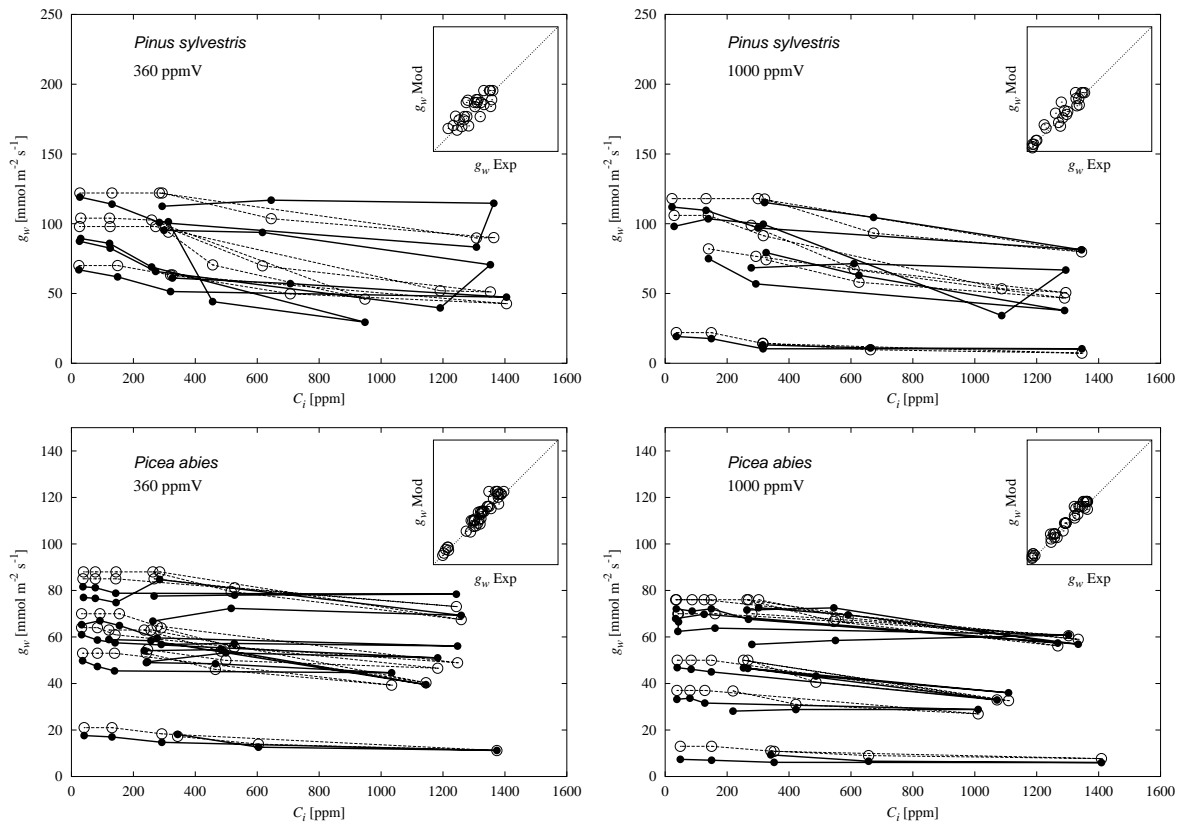


Abbildung B.4: Reaktion der Stomata auf die CO₂-Konzentration in den Interzellularen (C_i) aus Messungen (dunkle Symbole) im Vergleich zur Anpassung des Stomatamodells (helle Symbole) für *Pinus sylvestris*, *Picea abies*. In der Einsatzgraphik sind die Werte der simulierten Stomatakonduktanz (g_w Mod) gegen die gemessenen Stomatakonduktanzen (g_w Exp) aufgetragen.

Anhang C

Einfluß von CO₂ auf den Stickstoffhaushalt

Tabelle C.1: Ergebnisse aus der Literatur zum Stickstoffhaushalt von Einzelpflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration. Nach einer kurzen Charakterisierung des Experiments sind Stickstoffaufnahme, Stickstoffkonzentration und Stickstoffallokation in die Wurzeln dargestellt. Die Spalten „aktuell“ und „erhöht“ bezeichnen die entsprechende CO₂-Konzentration. Der Kommentar bezieht sich auf den Stickstoffhaushalt unter erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zu aktueller CO₂-Konzentration.

Experiment	Art / Variante	N-Aufnahme (mg)		N-Konzentration (mg·g ⁻¹ (TG))		N-Allokation (%)		Quelle / Kommentar
		aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	
Hydrokultur								Den Hertog et al. (1996)
1/8 Hoagland-Lösung 360 ppm V; 700 ppm V	<i>Urtica dioica</i> <i>Plantago major</i>	50 80	90 110	50.0 48.0	50.0 40.0	15 20	15 25	erhöhte Aufnahme; wenn geringere Konzentration, dann Verschiebung der Allokation Richtung Wurzel
Boden + Düngung	<i>Triticum aestivum</i>							Billes et al. (1993)
–N: Boden +N: wöchentlich Düngung mit NH ₄ NO ₃ -Lösung; 350 ppm V; 700 ppm V	–N +N	20 23	29 38	10.7 13.3	9.1 13.1	32 29	39 29	erhöhte Aufnahme; wenn geringere Konzentration, dann Verschiebung der Allokation Richtung Wurzel
Sand + Nährlösung	<i>Triticum aestivum</i>							Hocking und Meyer (1991)
Hoagland-Lösung 600 ml Lsg./Tag: 0.5, 2.5, 6, 12, 25 mmol(N)·l ⁻¹ 360 ppm V; 1500 ppm V	0.5 mmol·l ⁻¹ 2.5 mmol·l ⁻¹ 6.0 mmol·l ⁻¹ 12.0 mmol·l ⁻¹ 25.0 mmol·l ⁻¹	12 30 46 59 75	20 42 58 80 98	17.4 24.2 28.1 32.0 36.1	13.5 14.7 17.2 20.2 22.8	17 13 10 11 11	17 14 12 12 12	erhöhte Aufnahme; geringere Konzentration; Verschiebung der Allokation Richtung Wurzel
	<i>Zea mays</i>							
	0.5 mmol·l ⁻¹ 2.5 mmol·l ⁻¹ 6.0 mmol·l ⁻¹ 12.0 mmol·l ⁻¹ 25.0 mmol·l ⁻¹	200 420 720 900 1100	190 400 750 900 1050	13.5 15.1 18.0 19.0 20.0	13.5 15.1 18.0 19.0 20.0	20 18 16 17 16	20 18 16 17 16	kein Unterschied in N- und C-Haushalt durch erhöhte CO ₂ -Konzentration

Tabelle C.2: Ergebnisse aus der Literatur zum Stickstoffhaushalt von Einzeipflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration. Nach einer kurzen Charakterisierung des Experiments sind Stickstoffaufnahme, Stickstoffkonzentration und Stickstoffallokation in die Wurzeln dargestellt. Die Spalten „aktuell“ und „erhöht“ bezeichnen die entsprechende CO₂-Konzentration. Der Kommentar bezieht sich auf den Stickstoffhaushalt unter erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zu aktueller CO₂-Konzentration.

Experiment	Art / Variante	N-Aufnahme (mg)		N-Konzentration (mg·g ⁻¹ (TG))		N-Allokation (%)		Quelle / Kommentar
		aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	
<i>Lolium perenne</i>								
Boden + Düngung								van Ginkel et al. (1997)
zu Beginn des Experiments:	-N	76	76	27.8	19.7	44	54	unveränderte Aufnahme; geringere
-N: 44.3 mg(N) mineral N	+N	135	141	26.5	23.0	32	40	Konzentration (besonders in
+N: 122.9 mg(N) incl. Harnstoff								-N Variante); Verschiebung der
350 ppm V; 700 ppm V								Allokation Richtung Wurzel
<i>Lolium perenne</i>								
Boden: lehmiger Sand								Schenk et al. (1995)
verschiedene Dichte	4 Pfl.	170	168	22.6	19.4	20	21	in hoher Dichte gesteigerte
der Pflanzen:	9 Pfl.	191	185	13.1	12.0	32	30	Aufnahme; wenn geringere
4, 9, 16, 25, 36 Pflanzen	16 Pfl.	197	234	13.2	9.2	31	44	Konzentration, dann
pro Topf (175 cm ² · 16 cm)	25 Pfl.	198	223	11.5	8.6	33	44	Verschiebung der Allokation
390 ppm V; 690 ppm V	36 Pfl.	194	236	11.1	8.7	32	45	Richtung Wurzel
<i>Trifolium repens</i>								
								massiv gesteigerte Aufnahme
	4 Pfl.	201	436	36.9	32.5	13	13	(wahrscheinlich N-Fixierung);
	36 Pfl.	271	565	34.0	32.1	14	15	gleiche Konzentration; keine
								Verschiebung der Allokation
<i>Oryza sativa</i>								
Hydrokultur								Makino et al. (1997)
1x wöchentlich erneuert	0.5 mmol·l ⁻¹	39	33			32	36	z.T. gesteigert Aufnahme;
0.5; 2.0; 8.0 mmol(N)·l ⁻¹	2.0 mmol·l ⁻¹	50	54			34	35	Verschiebung der Allokation
360 ppm V; 1000 ppm V	8.0 mmol·l ⁻¹	104	112			27	30	von Blatt zu Wurzel
<i>Danthonia richardsonii</i>								
Sand + Nährflösung								Lutze und Gifford (1998)
0.05, 0.2, 0.5	0.05mg	0.4	0.4			30	37	gleiche Aufnahme;
mg(N)Pfl. ⁻¹ ·Tag ⁻¹	0.20mg	2.0	2.0			25	25	im Verlauf des Experiments
365 ppm V und 735 ppm V	0.50mg	4.1	5.5			18	18	abnehmende N-Konzentrationen

Tabelle C.3: Ergebnisse aus der Literatur zum Stickstoffhaushalt von Einzelpflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration. Nach einer kurzen Charakterisierung des Experiments sind Stickstoffaufnahme, Stickstoffkonzentration und Stickstoffallokation auf die verschiedenen Organe dargestellt. Die Spalten „aktuell“ und „erhöht“ bezeichnen die entsprechende CO₂-Konzentration. Der Kommentar bezieht sich auf den Stickstoffhaushalt unter erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zu aktueller CO₂-Konzentration.

Experiment	Art / Variante	N-Aufnahme (mg)		N-Konzentration (mg·g ⁻¹ (TG))		N-Allokation (%)		Quelle / Kommentar
		aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	
Sand + Nährlösung –N: 1 mmol(NH ₄ ⁺ –N)·l ⁻¹ +N: 3.5 mmol(NH ₄ ⁺ –N)·l ⁻¹ , 350 ppm V, 700 ppm V	<i>Pinus taeda</i>							Griffin et al. (1995)
	–N gesamt	90	110	18.0	14.1			–N und +N Variante: gesteigerte Aufnahme; geringere Konzentration; Verschiebung der Allokation von Blatt Richtung Wurzel
	–N Blatt	52	47	22.1	18.5	58	43	
	–N Sproß	7	17	9.6	13.8	8	10	
	–N Wurzel	31	52	13.1	10.2	34	47	
	+N gesamt	190	320	24.1	19.1			
	+N Blatt	114	128	29.1	22.1	60	40	
	+N Sproß	29	64	17.4	20.4	15	20	
	+N Wurzel	47	128	16.3	15.4	25	40	
	<i>Pinus ponderosa</i>							
	–N gesamt	120	120	19.6	13.7			–N Variante: gleiche Aufnahme; geringere Konzentration; Allokation moderat Richtung Wurzel verschoben
	–N Blatt	66	61	25.1	18.1	55	51	
	–N Sproß	14	11	16.6	11.0	12	9	
	–N Wurzel	40	48	11.7	8.8	33	40	
	+N gesamt	90	320	25.0	22.8			+N Variante: sehr geringe N-Aufnahme in aktuell CO ₂ -Variante; Problem des Experiments?
	+N Blatt	54	128	30.3	26.6	60	40	
	+N Sproß	9	64	21.1	22.1	10	20	
	+N Wurzel	27	128	16.5	19.4	30	40	

Tabelle C.4: Ergebnisse aus der Literatur zum Stickstoffhaushalt von Einzelpflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration. Nach einer kurzen Charakterisierung des Experiments sind Stickstoffaufnahme, Stickstoffkonzentration und Stickstoffallokation auf die verschiedenen Organe dargestellt. Die Spalten „aktuell“ und „erhöht“ bezeichnen die entsprechende CO₂-Konzentration. Der Kommentar bezieht sich auf den Stickstoffhaushalt unter erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zu aktueller CO₂-Konzentration.

Experiment	Art / Variante	N-Aufnahme (mg)		N-Konzentration (mg·g ⁻¹ (TG))		Allokation (%)		Quelle / Kommentar
		aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	
Hydrokultur	<i>Pinus taeda</i>							BassiriRad et al. (1996b)
1 mmol·l ⁻¹ NH ₄ ⁺ - N, 48 std. ¹⁵ N-Markierung, Aufnahme und Allokation aus Markierungsexperiment, Konzentration aus Ernte, 350 ppm V und 700 ppm V	gesamt N. 1jährig. Nadeln Stamm Grobwurzel Feinwurzel	(*) 52.0	(*) 62.0	14.6	13.05	11 32 18 10 29	12 20 11 17 40	Aufnahme pro Feinwurzel- trockengewicht reduziert, aber geringere N-Exportrate aus der Feinwurzel in andere Gewebe, dadurch höherer Feinwurzelanteil und gesamte N-Aufnahme gesteigert; daher gleiche (<i>P. taeda</i>) bzw. ähnliche (<i>P. ponderosa</i>) N-Konzentratione im Gewebe; die N-Aufnahme ist in nicht so stark gesteigert bei höherer N-Verfügbarkeit und Angebot als NO ₃ ⁻ /NH ₄ ⁺ (Anmerkungen im Artikel)
(*) N-Aufnahme: µg·Pflanze ⁻¹ ·h ⁻¹ (gesamt) µg·g ⁻¹ (DW)·h ⁻¹ (Feinwurzel)	<i>Pinus ponderosa</i>							
	gesamt N. 1jährig. Nadeln Stamm Grobwurzel Feinwurzel	(*) 46.0	(*) 63.0	14.7	13.17	22 15 14 20 21	10 30 10 19 31	
Sand + Dünger	<i>Pinus palustris</i>							Entry et al. (1998)
-N: 40 kg(N) ha ⁻¹ ·Jahr ⁻¹ +N: 400 kg(N) ha ⁻¹ ·Jahr ⁻¹ Langzeitdünger jeweils nach 3 Monaten erneuert; 365 ppm V; 720 ppm V; Ernte nach 20 Monaten	-N gesamt -N Blatt -N Sproß -N Grobw. -N Feinw. +N gesamt +N Blatt +N Sproß +N Grobw. +N Feinw.	340 140 30 110 60 4690 810 1150 430	350 110 60 120 60 4480 1970 850 1320 360	4.4 6.1 2.6 3.5 6.1 12.4 14.5 13.5 9.1 13.4	4.5 5.8 3.5 3.9 5.4 8.3 10.9 8.7 6.1 7.9	41.1 9.6 32.5 16.8 47.4 17.4 26.0 9.3	32.1 16.3 35.5 16.2 43.6 18.6 29.6 8.2	gleiche Aufnahme, gleiche, aber sehr geringe Konzentration, Verschiebung der Allokation von Blatt zu Sproß und Grobwurzel gleiche Aufnahme, geringere Konzentration, Verschiebung der Allokation von Blatt zu Sproß und Grobwurzel

Tabelle C.5: Ergebnisse aus der Literatur zum Stickstoffhaushalt von Einzeipflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration. Nach einer kurzen Charakterisierung des Experiments sind Stickstoffaufnahme, Stickstoffkonzentration und Stickstoffallokation auf die verschiedenen Organe dargestellt. Die Spalten „aktuell“ und „erhöht“ bezeichnen die entsprechende CO₂-Konzentration. Der Kommentar bezieht sich auf den Stickstoffhaushalt unter erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zu aktueller CO₂-Konzentration.

Experiment	Art / Variante	N-Aufnahme (mg)		N-Konzentration (mg·g ⁻¹ (TG))		N-Allokation (%)		Quelle / Kommentar
Sand + Dünger 365 ppm V; 730 ppm V	<i>Pinus palustris</i>	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	Runion et al. (1999a) gesteigerte Aufnahme, geringere Konzentration, Verschiebung der Allokation von Blatt und Feinwurzel zu Sproß, Haupt- und Nebenwurzel
	gesamt	6850	7300	18.16	13.85			
	Blatt	3100	2920	19.6	16.1	44.0	40.0	
	Sproß	1030	1310	17.1	13.4	15.1	17.9	
	Hauptw.	560	740	12.5	10.0	8.2	10.1	
	Nebenw.	1580	1800	18.0	12.8	23.1	24.7	
Torf / Sand + Dünger mit NPK Langzeitdünger versetzt 350 ppm V; 700 ppm V	<i>Quercus robur</i>	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	Vivin et al. (1996) gesteigerte Aufnahme, geringere Konzentration, Verschiebung der Allokation von Grob- wurzel zu Feinwurzel und Blatt
	gesamt	500	680	18.6	16.5			
	Blatt	200	290	33.0	27.0	39.5	42.6	
	Sproß	60	90	9.8	9.5	12.5	13.5	
	Grobw.	160	170	16.3	14.3	31.2	25.6	
	Feinw.	80	120	17.5	16.8	16.8	18.0	
Boden / Sand 1.3 mg(N) g ⁻¹ (N-Verfügbarkeit begrenzt) 360 ppm V; 690 ppm V	<i>Quercus alba</i>	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	Norby et al. (1986b) gesteigerte Aufnahme, viel geringere Konzentration, Verschiebung der Allokation von Grob- zu Feinwurzel, dabei unverändertes Sproß/Wurzel Verhältnis
	gesamt	155	172	9.1	4.5			
	abgef. Bl.	12.7	6.7	9.4	9.2	8.2	3.9	
	Blätter	11.1	22.4	12.0	9.7	7.2	13.0	
	Sproß	21.4	21.3	8.3	6.1	13.8	12.4	
	Grobwurzel	90.2	85.5	9.0	4.4	58.5	49.7	
	Feinwurzel	19.1	36.1	9.3	7.7	12.3	21.0	

Tabelle C.6: Ergebnisse aus der Literatur zum Stickstoffhaushalt von Einzelpflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration. Nach einer kurzen Charakterisierung des Experiments sind Stickstoffaufnahme, Stickstoffkonzentration und Stickstoffallokation auf die verschiedenen Organe dargestellt. Die Spalten „aktuell“ und „erhöht“ bezeichnen die entsprechende CO₂-Konzentration. Der Kommentar bezieht sich auf den Stickstoffhaushalt unter erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zu aktueller CO₂-Konzentration.

Experiment	Art / Variante	N-Aufnahme (mg)		N-Konzentration (mg·g ⁻¹ (TG))		N-Allokation (%)		Quelle / Kommentar
		aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	aktuell	erhöht	
Boden + Dünger	<i>Castanea sativa</i>							el Kohen et al. (1992)
–N: Boden	–N gesamt	640	660	10.6	9.2			gleiche Aufnahme; geringere
+N: zusätzlich Düngung mit Langzeiddünger	–N Litter	100	130	8.8	9.8	15.6	19.6	Konzentration;
350 ppm V; 700 ppm V	–N Stamm	120	120	7.5	6.7	18.7	18.1	Verschiebung der
	–N Grobw.	380	350	12.7	10.1	59.4	53.0	Allokation weg
(*) N-Bestimmung nach Laubfall, Stichpunktweise	–N Feinw.	40	60	19.2	16.2	6.2	9.1	vom Blatt (*),
auch in Blättern vor	–N Blatt(*)	(*) 220	(*) 150	(*) 16.5	(*) 9.8			nach dem Laubfall
Abwurf	+N gesamt	1260	1280	9.04	7.0			befindet sich ein
	+N Litter	190	260	6.3	6.3	15.1	20.3	größerer Anteil
	+N Stamm	320	360	7.3	5.9	25.4	28.1	im Litter,
	+N Grobw.	690	580	11.6	7.9	54.8	45.3	ein kleinerer
	+N Feinw.	70	70	18.3	13.1	5.5	5.5	Anteil in den
	+N Blatt(*)	(*) 440	(*) 410	(*) 24.2	(*) 18.0			Grobwurzeln
Boden	<i>Populus tremuloides</i>							Zak et al. (2000)
Böden mit verschiedener Mineralisierungsrate:	–N gesamt	3560	3600	7.8	6.9			Pregitzer et al. (2000)
–N: 61 ng(N) g ⁻¹ Tag ⁻¹	–N Blatt	1720	1560	17.0	13.8	48.6	43.0	–N Variante: gleiche Aufnahme;
+N: 319 ng(N) g ⁻¹ Tag ⁻¹	–N Sproß	720	730	4.2	3.9	20.4	20.6	geringere Konzentration;
357 ppmv; 707 ppmv	–N Grobw.	610	790	4.0	4.3	16.8	21.5	Verschiebung der Alloka-
Ernte nach 2.5 Wachstums-	–N Feinw.	500	520	19.0	16.0	14.3	14.8	tion von Blatt Richtung Grobwurzel
perioden	+N gesamt	13670	15480	10.2	8.4			+N Variante: höhere Aufnahme;
	+N Blatt	5890	6840	23.5	19.9	43.1	44.2	geringere Konzentration;
	+N Sproß	3300	4070	4.9	4.6	24.2	26.2	geringere Allokation
	+N Grobw.	3140	2900	9.0	5.8	23.0	18.7	in die Grobwurzel
	+N Feinw.	1230	1670	20.0	15.5	9.7	10.9	

Anhang D

Berechnung der NPP in globalen Modellen

Die Berechnung der NPP und des CO₂-Düngeeffektes erfolgt in verschiedenen Modellen zum globalen Kohlenstoffhaushalt auf sehr verschiedene Weise: zum einen diagnostisch, als Ableitung der NPP aus Satellitenbildern und zum anderen prognostisch als Berechnung der NPP aus Umweltbedingungen, z.B. Klima und Boden. Bei der Berechnung der NPP aus Umweltbedingungen wird die NPP entweder direkt berechnet oder als Differenz aus Bruttoprimärproduktion (GPP) und Respiration. GPP wird dabei als vegetationstypische GPP direkt berechnet oder aus der Photosynthese abgeleitet. Einige Beispiele zur Berechnung der NPP in Modellen zum globalen Kohlenstoffkreislauf seien vorgestellt:

- Berechnung der NPP aus Satellitenbildern

In einem diagnostischen Ansatz (Simple Diagnostic Biosphere Model, SDBM1; Knorr und Heimann (1995)) werden Satellitenbilder zur Berechnung der Landbiomasse genutzt. Aus der Differenz der Landbiomasse zu verschiedenen Zeiten wird dann die NPP abgeleitet.

- Berechnung von Änderungen der NPP anhand einer angenommenen Basis NPP

Soll nur die Reaktion der Biosphäre auf eine veränderte CO₂-Konzentration der Atmosphäre berechnet werden, so kann eine Basis NPP angenommen werden, die durch einen CO₂-Faktor variiert wird (Bern Model; Joos et al. (1996)). Der CO₂-Faktor wurde dabei so gewählt, daß das globale CO₂-Budget im Zeitraum 1980–1989 ausgeglichen wurde.

- Berechnung der NPP direkt aus Umweltbedingungen

Im High Resolution Biosphere Model (HRBM; Esser et al. (1994)) wird eine klimaabhängige NPP direkt als empirische Funktion aus Temperatur oder Niederschlag ermittelt. Diese wird durch Bodenqualität, landwirtschaftliche Nutzung und CO₂-Faktor korrigiert. Der CO₂-Faktor ist dabei an physiologische Daten angelehnt. Das HRBM berücksichtigt über verschiedene Bodenqualitäten den Einfluß der Mineralstoffverfügbarkeit.

- Berechnung der NPP als Differenz aus GPP und Respiration

Beispiele für Modelle, die NPP als Differenz aus vegetationstypischer GPP und Respiration berechnen sind: FBM (Frankfurt Biosphere Model; Kindermann et al. (1993)), BIOME2 (Haxeltine et al., 1996) und TEM (Terrestrial Ecosystem Model; Xiao et al. (1998)).

FBM reduziert eine vegetationstypische maximale GPP über Funktionen des Lichtes (modifiziert über den Leaf Area Index), der Temperatur, des Bodenwassers und der CO₂-Konzentration der Atmosphäre (modifiziert über die Temperatur, um unterschiedliche Temperaturabhängigkeiten der Carboxylierung und Photorespiration zu berücksichtigen). Die Respiration wird als konstanter Anteil der Pools der Biomasse berechnet.

In BIOME2 weist ein regelbasiertes Modul einer Region bestimmte Pflanzentypen zu. Die maximale GPP wird als lineare Funktion der Lichtabsorption dieser Pflanzentypen berechnet. Die maximale GPP wird durch Wasserstreß und tiefe Temperaturen reduziert. Respiration wird als konstanter Anteil der maximalen GPP angenommen.

TEM reduziert eine gegebene, vegetationstypische maximale GPP in Abhängigkeit von Licht, Temperatur, Stickstoffverfügbarkeit und CO₂ (modifiziert über das Verhältnis der aktuellen zur potentiellen Evapotranspiration, um Limitationen durch die stomatäre Leitfähigkeit zu berücksichtigen). Die Respiration wird über das Konzept von Erhaltungs- und Wachstumsatmung berechnet (Amthor, 1994). Die Stickstoffverfügbarkeit wird in einem Modell des N-Kreislaufes berechnet.

- Berechnung der NPP als Differenz aus Assimilation und Respiration

Beispiele für die Berechnung der globalen NPP aufbauend auf Modellen der physiologischen Prozesse Assimilation und Respiration: Simulating-Land-Vegetation-and-NPP (SILVAN; Kaduk (1996)), Sim-CYCLE Ito und Oikawa (2000)) und Caraib (Carbon Assimilation In the Biosphere). Sie berechnen NPP als Differenz aus Assimilation und Respiration. Diese Modelle enthalten einen CO₂-Düngeeffekt direkt über die CO₂-Abhängigkeit der Photosynthese. Die Respiration wird über das Konzept von Erhaltungs- und Wachstumsatmung berechnet.

Um einen Eindruck von der Größe der NPP und ihren Einfluß auf die Pools der terrestrischen Biosphäre zu geben, habe ich in Tabelle D.1 Ergebnisse einer vergleichenden Untersuchung von vier Modellen der globalen terrestrischen Biosphäre aufgelistet (Kicklighter et al., 1999). Für das Jahr 1765 wurde bei diesem Vergleich angenommen, daß sich NPP und heterotrophe Decarboxylierung im Gleichgewicht befanden. Je nach Modell haben die beiden Flüsse für dieses Jahr eine Größe von 30.9 GtC·a⁻¹ (HRBM), 31.3 GtC·a⁻¹ (TEM) und 33.2 GtC·a⁻¹ (FBM). Mit steigender CO₂-Konzentration der Atmosphäre steigt die NPP in allen Modellen bis zum Jahr 2200 an (HRBM: 40.1 GtC·a⁻¹, TEM: 35.3 GtC·a⁻¹, FBM 48.6 GtC·a⁻¹), in dieser Zeit wirkt die Landbiosphäre als Kohlenstoffsenke. Da der Abbau an organischem Material (heterotrophe Respiration) von der Menge an vorhandenem Material abhängt (Kohlenstoff in Vegetation und Boden), und sich die Pools der Landbiosphäre bei gesteigerter NPP nur langsam füllen, folgen die abbauenden Flüsse einer Änderung der NPP mit einer Verzögerung. Diese Verzögerung wird durch die Pools hervorgerufen und hängt davon ab, wie groß die verschiedenen Pools im Verhältnis zu ihren zuführenden und abführenden Flüssen sind: je größer das Verhältnis, desto träger reagieren die Pools auf eine Änderung.

In diesen vier Modellen wird die NPP und der Einfluß des CO₂-Düngeeffektes auf die NPP über empirische Funktionen berechnet. Ein Einfluß der Mineralstoffe auf den CO₂-Dün-

Tabelle D.1: Vergleich der Kohlenstoffflüsse ($\text{GtC} \cdot \text{a}^{-1}$) und Kohlenstoffpools (GtC) zwischen vier Modellen der terrestrischen Biosphäre für die Jahre 1765 und 1990 (Kicklighter et al., 1999). Grundlage für die CO_2 -Konzentration der Modellläufe war das IPCC Scenario 650 (Enting et al., 1994) (1765: 275 ppmV, 1980: 338 ppmV, 1990: 354 ppmV, 2200: 650 ppmV). Die Netto-Produktivität des Ökosystems ist die Differenz aus Netto-Primär-Produktivität und heterotropher Respiration. Da die heterotrophe Respiration wegen längerer Verweildauer des Kohlenstoffes in den Pools der NPP zeitverzögert folgt, kommt es während des Anstiegs der CO_2 -Konzentration zu einer Netto-Aufnahme von Kohlenstoff in die biosphärischen Pools. Zur Größenordnung der modellierten Aufnahme, Netto Produktivität der Biosphäre, vergleiche Tabelle 1.1 in der Einleitung.

Variable	Bern	HRBM	FBM	TEM
Netto Primär Produktivität				
1765	60.0	30.9	33.2	31.3
1980	63.4	34.3	38.3	33.9
1990	64.2	35.0	39.4	34.2
2200	74.6	40.1	48.6	35.3
Heterotrophe Respiration				
1765	60.0	30.9	33.2	31.3
1980	62.4	33.2	36.5	33.3
1990	62.9	33.7	37.2	33.5
2200	73.6	37.3	47.9	35.2
Netto Produktivität der Biosphäre				
1765	0.0	0.0	0.0	0.0
1980	1.0	1.1	1.8	0.6
1990	1.3	1.3	2.2	0.7
2200	1.0	0.8	0.8	0.1
Kohlenstoff in Vegetation und Boden				
1765	2220	1923	1029	1146
1980	2278	1994	1130	1211
1990	2289	2006	1150	1220
2200	2663	2309	1584	1346
Kohlenstoff in der Vegetation				
1765	600	577	490	575
1980	626	613	560	616
1990	631	620	575	619
2200	745	733	812	640
Kohlenstoff im Boden				
1765	1620	1346	538	570
1980	1635	1381	570	596
1990	1658	1386	574	600
2200	1918	1576	772	706

geeffekt enthalten das Bern- und das FBM-Modell gar nicht. Von den hier vorgestellten Modellen enthalten nur das TEM und HRBM eine Kopplung von Kohlenstoffkreislauf und Stickstoffkreislauf, und damit einen expliziten Einfluß des Stickstoffes auf den CO_2 -Düngeeffekt, wobei sich die Version des HRBM mit Stickstoffkreislauf noch in der Testphase befindet. Der Vergleich eines Modellaufes von TEM mit und ohne Einfluß des Stickstoffes zeigt deutlich den dämpfenden Einfluß des Stickstoffes auf die NPP und damit die Quellen-/Senkeneigenschaft der Landbiosphäre. Allerdings beschreibt TEM die NPP ausgehend von

einem empirischen Modell für GPP und baut nicht auf Prozessen auf.

Neben den kohlenstoffzentrierten Ansätzen zur Berechnung der NPP kann das Pflanzenwachstum auch ausgehend von der Mineralstoffproduktivität berechnet werden (Ågren, 1985, 1996). Hierbei wird die NPP über die Aufnahme von Mineralstoffen bestimmt. Die aufgenommenen Mineralstoffe werden durch die Aufnahme von Kohlenstoff ergänzt, bis das arttypische Verhältnis von Mineralstoff zu Kohlenstoff erreicht ist. Dieser Ansatz baut darauf auf, daß das Pflanzenwachstum in der Natur oft durch die Verfügbarkeit der Mineralstoffe begrenzt ist und das Verhältnis von Kohlenstoff zu Mineralstoffen im Pflanzengewebe nur in engen Grenzen schwankt (Ingestad et al., 1986; Ingestad und Ågren, 1988). Damit ist er den mehr empirischen Ansätzen zur Berechnung der NPP zuzurechnen, da die Mineralstoffproduktivität eine hoch aggregierte Eigenschaft der Pflanzen ist, die auf viele einzelne Prozesse zurückgeht.

Keines der hier vorgestellten Modelle arbeitet bezüglich der NPP prozeßorientiert und ist gleichzeitig mit einem Modell für den Stickstoffhaushalt gekoppelt. Insofern eignen sich diese Modelle noch nicht gut um die Bedeutung des Stickstoffes für den CO₂-Düngeeffekt abzuschätzen.

Anhang E

Modell zur Bedeutung der Nährstoffverfügbarkeit

Im Bewußtsein der engen Verflechtung von Stickstoff- und Kohlenstoffhaushalt sind in der Vergangenheit eine große Anzahl von Experimenten durchgeführt worden, in denen sowohl das Angebot an CO₂ als auch an Mineralstoffen, in den allermeisten Fällen Stickstoff, variiert wurden. Die Spannbreite der Reaktion in den bisher durchgeführten Experimenten an den verschiedenen untersuchten Arten ist dabei sehr groß (Rogers und Runion, 1994; Curtis und Wang, 1998).

BassiriRad et al. (2001) haben in einem Review die Literatur zur Regulation der Nährstoffaufnahme von Pflanzen unter erhöhtem CO₂ durchgesehen. Sie kommen zu dem Schluß, daß die Literatur bislang keinen eindeutigen Schluß über Ausmaß und Muster der kompensatorischen Reaktionen der Pflanzen auf erhöhtes CO₂ zuläßt. Das Fehlen eines Musters führt er zurück auf die Unterschiede in den experimentellen Ansätzen und/oder die Variation zwischen den verschiedenen Arten. Fangmeier und Jäger (2001) kommen zu dem Schluß, daß die Reaktion der Pflanzen vor dem Hintergrund ihrer Nährstoffversorgung gesehen werden muß. Dies ist allerdings nicht so trivial, wie es auf den ersten Blick erscheint, da eine veränderte CO₂ Konzentration einen maßgeblichen Einfluß auf das Gleichgewicht der Versorgung mit Kohlenstoff und mineralischen Nährstoffen hat. Erschwerend kommt hinzu, daß Nährstoffversorgung und Nährstoffbedarf der Pflanzen zeitlich dynamisch sind.

Um in Experimenten reproduzierbare Ergebnisse zu erhalten ist es aber wichtig, daß das Gleichgewicht aus Nährstoffbedarf und Angebot im Verlauf der Zeit konstant bleibt (Ingestad, 1997). Dies ist daher so wichtig, weil in der Entwicklung der Pflanze Prozesse auf den verschiedensten zeitlichen Skalen zusammenkommen, wobei die Prozesse mit den längsten Einstellzeiten für ein internes Gleichgewicht alle anderen Prozesse prägen. Einer der schnellen Prozesse ist die Reaktion der Assimilation auf C_i . Hier stellt sich binnen Sekunden ein Diffusionsgleichgewicht für C_i ein. Die Assimilation ist daneben abhängig von der Menge Rubisco, die zur Verfügung steht. Das Gleichgewicht aus Synthese und Abbau von Rubisco stellt sich im Verlaufe von Tagen ein. Die Menge Rubisco, die produziert wird, ist unter anderem abhängig von der Menge Stickstoff, den die Pflanze während ihres Wachstums aufnehmen konnte und von der Verteilung des Stickstoffes innerhalb der Pflanze. Das wiederum ist abhängig von der relativen Stickstoffverfügbarkeit während des gesamten Zeitraumes des Wachstums. Die Assimilation wird also durch Prozesse auf verschiedensten zeitlichen Skalenebenen bestimmt. Der langsame Prozeß der Nährstoffaufnahme und Verteilung innerhalb

der Pflanze bildet dabei eine Art Gedächtnis der Pflanze, welches den schnellen Prozeß der Assimilation prägt.

Eine Pflanze befindet sich dann im Gleichgewicht, wenn die Konzentrationen der Nährstoffe innerhalb der Pflanze über die Zeit hinweg konstant sind (Ingestad und Ågren, 1995). Dies ist dann der Fall, wenn die relative Aufnahmerate der Nährstoffe gleich der relativen Wachstumsrate ist. Ingestad (1982) betont, daß dieses Wachstum auf der Basis eines internen physiologischen Gleichgewichtes die charakteristische Situation in der Natur ist. Um das Verhältnis von Aufnahmerate und Wachstumsrate im Experiment exakt zu kontrollieren hat Ingestad das Prinzip der relativen Additionsrate entwickelt (Ingestad et al., 1986; Ingestad und Ågren, 1988; Hellgren und Ingestad, 1996). Hierbei werden junge Pflanzen bei optimaler Beleuchtung in Hydrokultur gehalten. Dem Wasser werden sehr geringe, aber von Tag zu Tag steigende Mengen an Nährstoffen zugefügt, die im Verlauf des Tages von den Pflanzen komplett aufgenommen werden. Da Pflanzen Nährstoffe bis zu einer Konzentration von nahezu Null sehr effektiv aus der Lösung aufnehmen können (Olsen, 1950), ist dies die beste Methode um die Aufnahmeraten der Pflanzen zu kontrollieren (Ågren, 1985). Die Pflanzen erhalten unter diesen Bedingungen eine konstante relative Wachstumsrate aufrecht, die genau der relativen Additions- und Aufnahmerate an Nährstoffen entspricht.

Auch bei Wachstum in Nährlösung oder im Boden kann im Experiment das interne Gleichgewicht im Verlauf des Wachstums erhalten bleiben, ist aber wesentlich weniger gut zu kontrollieren (Ågren, 1985). Ågren (1994) stellt Überlegungen zum Pflanzenwachstum in Medien mit verschiedener Nährstoffmobilität an. In einem Kommentar zu Überlegungen, ob die Stickstoffkonzentration in Pflanzen unter anderem von ihrer Größe abhängt (Coleman et al., 1993), schreibt er:

1. Wachsen Pflanzen in einem Medium mit sehr niedriger Nährstoffmobilität, so ist die Nährstoffaufnahme hauptsächlich das Ergebnis des Wurzelwachstums durch das Medium. Die relative Aufnahmerate kann als proportional zur relativen Wachstumsrate der Feinwurzeln angenommen werden:

$$\frac{dN}{dt} = k_1 \cdot \frac{dTG}{dt}$$

wobei N die Menge an Nährstoff in der Pflanze ist, TG die Biomasse der Pflanze und k_1 eine Proportionalitätskonstante, die die Nährstoffverfügbarkeit im Wurzelraum, die Aufnahmeeffizienz der Wurzeln und die Allokation von Biomasse in die Wurzeln enthält. Die Integration von Gleichung E.1 ergibt:

$$N = k_1 \cdot TG$$

oder

$$konz_N = \frac{N}{TG} = k_1$$

wobei $konz_N$ die Konzentration des Nährstoffes im Pflanzengewebe ist. Solange also die Nährstoffverfügbarkeit im Wurzelraum, die Aufnahmeeffizienz der Wurzeln und die Allokation von Biomasse in die Wurzeln konstant sind, ist das Verhältnis von Aufnahmerate zu Wachstumsrate konstant. Die Nährstoffkonzentrationen innerhalb der Pflanze bleiben konstant, die Pflanze befindet sich im physiologischen Gleichgewicht.

2. Wachsen Pflanzen in einem Medium mit hoher Nährstoffmobilität, so kann die Nährstoffaufnahme als proportional zur Pflanzengröße angesehen werden:

$$\frac{dN}{dt} = k_2 \cdot TG$$

mit NUE als Nährstoffproduktivität:

$$\frac{dTG}{dt} = NUE \cdot N$$

kombiniert:

$$konz_N = \sqrt{\frac{k_2}{NUE}}$$

Solange die Voraussetzungen für die Konstanz des Proportionalitätsfaktors gegeben sind befindet sich die Pflanze im physiologische Steady-state.

3. Sobald die vorhandenen Nährstoffreserven aufgebraucht sind, wird mit weiterem Wachstum die aufgenommene Nährstoffmenge verdünnt. Die Pflanzen sind dann nicht mehr im physiologischen Gleichgewicht:

$$konz_N = \frac{N_{max}}{TG}$$

Solange die Eigenschaften der Pflanze, Biomasseverteilung und Nährstoffaufnahmekapazität der Wurzeln, erhalten bleiben, hängt das Gleichgewicht im Stoffhaushalt nur von der Nährstoffverfügbarkeit ab. Der Begriff Nährstoffverfügbarkeit besagt dabei, daß eine bestimmte Menge Wurzelbiomasse mit einer bestimmten Aufnahmekapazität in der Lage ist pro Zeiteinheit eine bestimmte Menge an Nährstoffen aufzunehmen. Die Nährstoffverfügbarkeit ist nicht mit der Konzentration oder der angebotenen Menge an Nährstoffen gleichzusetzen, da durch die Aufnahme an Nährstoffen bei begrenzter Nachdiffusion eine Verdünnung in der Rhizosphäre auftreten kann. Andererseits ist die Wurzel nicht in der Lage die Nährstoffe aus der Rhizosphäre proportional zu ihrer Konzentration aufzunehmen, da ihre Aufnahmekapazität begrenzt ist. Im Bereich niedriger Nährstoffkonzentration in der Rhizosphäre steigt und sinkt die Nährstoffverfügbarkeit annähernd proportional zur Konzentration, während sie sich im Bereich hoher Konzentrationen kaum ändert.

Modell zur Nährstoffverfügbarkeit

Die Bedeutung der Stickstoffverfügbarkeit und der Kohlenstoffverfügbarkeit für das Pflanzenwachstum soll an einem einfachen Modell demonstriert werden, das das Pflanzenwachstum allein aus diesen beiden Größen ableitet. Die Kohlenstoffverfügbarkeit ist dabei definiert als Menge Kohlenstoff, den eine bestimmte Menge Biomasse pro Zeiteinheit aufnehmen kann. Auf der Basis der konzeptionellen Modelle (Abbildung 2.2 und 2.1) und der oben

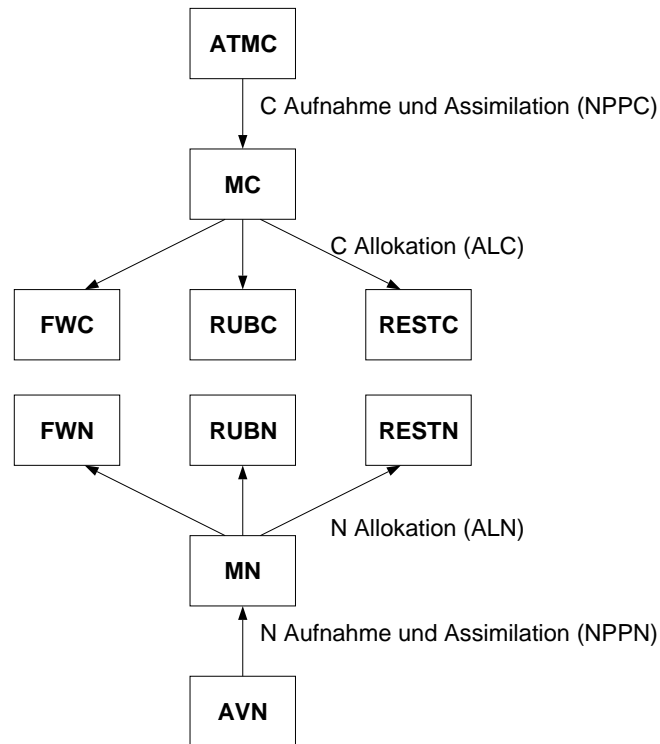


Abbildung E.1: Strukturdiagramm zum Wachstumsmodell. Pools sind als Rechtecke dargestellt, Flüsse als Pfeile. Stickstoffhaushalt: Aus dem Pool des verfügbaren Stickstoff (AVN) nimmt die Pflanze Stickstoff in den Pool des mobilen Stickstoffes (MN) auf. Hieraus wird der Stickstoff auf die Pools Rubisco (RUBN), Feinwurzel (FWN) und den Rest der Pflanze (RESTN) verteilt. Analog der Kohlenstoffhaushalt.

dargestellten Annahmen von Ingestad und Ågren wachsen Pflanzen im Modell allein in Abhängigkeit von Kohlenstoff- und Stickstoffverfügbarkeit.

Der Vorteil eines Modellexperiments gegenüber Experimenten an realen Pflanzen ist die Möglichkeit, bestimmte, isolierte äußere Einflüsse (hier Kohlenstoff- und Stickstoffverfügbarkeit) auf die Pflanze einwirken zu lassen, ohne der Pflanze die Möglichkeit zu geben ihr inneres Gleichgewicht aufrecht zu erhalten. So gibt es im Modell keine Konkurrenz durch andere Pflanzen oder Begrenzung durch Licht und Platzmangel, der Einfluß der C- und N-Verfügbarkeit ist isoliert. Daneben haben Pflanzen in diesem Modell keine Möglichkeit auf einen veränderten Stoffhaushalt zu reagieren, da Aufnahme- und Verteilungskoeffizienten für Stickstoff und Kohlenstoff festgelegt sind. Die Verfügbarkeit der Nährstoffe ist damit der einzige wachstumsbegrenzende Faktor und wirkt sich direkt auf Zuwachsraten und Zusammensetzung des Pflanzengewebes aus. Das Modell soll zeigen, welchen Einfluß verschiedene Kohlenstoffverfügbarkeiten und konstante bzw. variable Stickstoffverfügbarkeit auf das physiologische Gleichgewicht der Pflanze haben.

Modellbeschreibung

Im Modell (Strukturdiagramm siehe Abbildung: E.1) nimmt die Pflanze Stickstoff aus dem Boden (AVN) in den Pool des mobilen Stickstoffes (MN) auf. Aus diesem Pool wird der Stickstoff mit festgeschriebenen Verteilungskoeffizienten auf Feinwurzeln und Rubisco verteilt (ALN). Der restliche Stickstoff wird dem Pool Reststickstoff zugeschrieben. Koh-

lenstoff nimmt die Pflanze aus der Atmosphäre (ATMC) in den Pool mobiler Kohlenstoff auf. Daraus wird der Kohlenstoff in Abhängigkeit von Stickstoff auf Rubisco (*RUBC*) und Feinwurzeln (*FWC*) verteilt. Der restliche Kohlenstoff wird dem Pool Restkohlenstoff zugeschrieben.

Die Aufnahme und Assimilation von Stickstoff (*NPPN*) wird bei den Varianten mit konstanter relativer Additionsrate und simulierter Nährlösung bzw. Boden verschieden berechnet.

- In der Variante mit konstanter relativer Additionsrate, wird in jeder Zeiteinheit der gesamte zur Verfügung stehende Stickstoff (*NI*) aufgenommen. Für den folgenden Tag wird eine um die relative Additionsrate (d_{NI}) erhöhte Menge an Stickstoff zur Verfügung gestellt.

$$\begin{aligned} NPPN &= NI \\ NI_{i+1} &= d_{NI} \cdot NI_i \end{aligned}$$

- In den Varianten basierend auf dem Konzept des konstanten Angebotes ist die Stickstoffaufnahme proportional zur Stickstoffverfügbarkeit (V_N), zum Feinwurzelstickstoff (*FWN*) (hohe Mobilität der Nährstoffe) bzw. zu neu gebildeten Feinwurzeln (*FWWN*) (geringe Mobilität der Nährstoffe) und zur Aufnahmeeffizienz der Feinwurzeln (EFF_N). Die Aufnahmeeffizienz beschreibt dabei die Stickstoffaufnahme pro Zeit und Einheit Stickstoff in den Feinwurzeln bei gegebener Stickstoffverfügbarkeit.

$$\begin{aligned} NPPN &= V_N \cdot FWN \cdot EFF_N \\ NPPN &= V_N \cdot FWWN \cdot EFF_N \end{aligned}$$

Der zur Verfügung stehende Stickstoff (*AVN*) ist dabei entweder konstant, oder nimmt im Verlauf der Zeit ab. Im ersten Fall ist auch die Stickstoffverfügbarkeit (V_N) konstant, im zweiten nimmt sie bei der Unterschreitung einer bestimmten Poolgröße (AVN_{min}) mit sinkendem *AVN* ab.

Falls $AVN > AVN_{min}$:

$$V_N = konst.$$

Falls $AVN \leq AVN_{min}$:

$$V_N = k_{V_N} \cdot AVN$$

wobei k_{V_N} der Proportionalitätsfaktor zwischen dem verfügbaren Stickstoff und der Stickstoffverfügbarkeit ist.

Im Modellexperiment kann auch gedüngt werden, was einfach dadurch geschieht, daß zu einem bestimmten Zeitpunkt der Pool an verfügbarem Stickstoff um eine bestimmte Menge Stickstoff aufgefüllt wird.

Die Verteilung des Stickstoffes innerhalb der Pflanze erfolgt nach einem festgelegten Verteilungsschema.

$$\begin{aligned}ALN_{FWN} &= 0.33 \cdot NPPN \\ALN_{RUBN} &= 0.33 \cdot NPPN \\ALN_{RESTN} &= NPPN - ALN_{FWN} - ALN_{RUBN}\end{aligned}$$

Die Aufnahme und Assimilation von Kohlenstoff ($NPPC$) ist mit der Carboxylierungseffizienz der Rubisco (CE_{RUB}) proportional zur Menge Stickstoff, die als Rubisco festgelegt ist ($RUBN$) und zur Kohlenstoffkonzentration der Atmosphäre, die die Kohlenstoffverfügbarkeit bestimmt (V_{CO_2}).

$$NPPC = V_{CO_2} \cdot RUBN \cdot CE_{RUB}$$

Die Verteilung des Kohlenstoffes innerhalb der Pflanze richtet sich nach der Verteilung des Stickstoffes:

$$\begin{aligned}ALC_{FWC} &= ALN_{FWN} * 10. \\ALC_{RUBC} &= ALN_{RUBN} * 3. \\ALC_{RESC} &= NPPC - ALC_{RUBC} - ALC_{FWC}\end{aligned}$$

Ergebnis und Diskussion der Modellläufe

Im Folgenden sollen die Ergebnisse von Modellläufen mit konstanter Additionsrate an Nährstoffen in der Nährlösung, mit konstanter und variabler Nährstoffverfügbarkeit und mit variabler Nährstoffverfügbarkeit und zweimaliger Düngung vorgestellt werden. Dabei werden jeweils die Ergebnisse für zwei unterschiedliche Kohlenstoffverfügbarkeiten vorgestellt.

Konstante Additionsrate

Die Ergebnisse des Modellaufes bei konstanter relativer Additionsrate (Abbildung E.2) zeigen, daß das Angebot an Stickstoff mit der Zeit exponentiell gesteigert wurde ($\log(NI)$: linearer Anstieg in logarithmischer Darstellung). Nach Definition hat die Pflanze den angebotenen Stickstoff in jeder Zeiteinheit aufgenommen; es ergibt sich eine in der gesamten Zeit konstante relative Aufnahmerate für Stickstoff (nicht dargestellt). Die relativen Zuwachsraten für Stickstoff und Kohlenstoff (Steigung von $\log(N)$ und $\log(C)$) werden erst nach einer

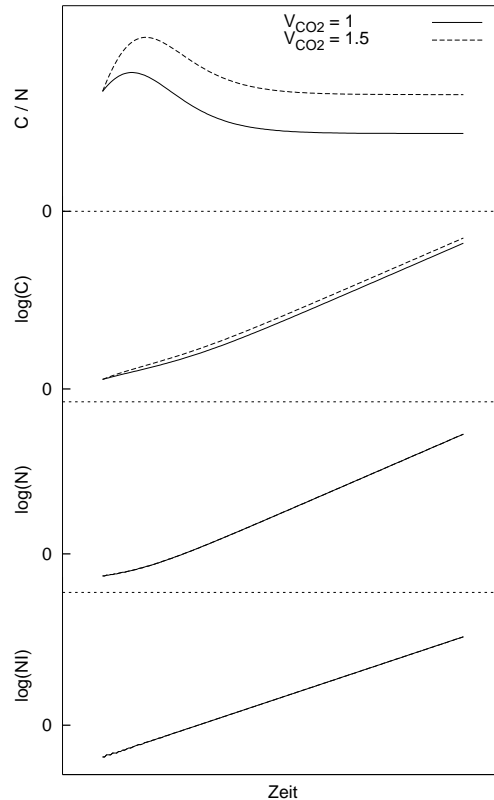


Abbildung E.2: Ergebnisse des Wachstumsmodells basierend auf konstanter relativer Additionsrate an Stickstoff. Übereinander dargestellt sind im zeitlichen Verlauf: angebotener Stickstoff (logarithmisch dargestellt, $\log(NI)$), Stickstoffgehalt ($\log(N)$), Kohlenstoffgehalt ($\log(C)$), das C/N-Verhältnis der Pflanze.

gewissen Zeit konstant. Auch das C/N-Verhältnis der Pflanzen ist zu Beginn des Experimentes nicht gleichbleibend und wird erst nach einer Schwingung konstant. Dies ist darauf zurückzuführen, daß das C/N-Verhältnis der Ausgangspflanzen nicht dem Verhältnis während des Experimentes entspricht. Im Verlauf der Zeit wird aber der Gehalt an C und N vollständig durch die Aufnahme während des Experiments dominiert. Dann stellt sich eine konstante relative Zuwachsrates ein, unsere Modellpflanze befindet sich im physiologischen Gleichgewicht. Dieses Modellergebnis hat durchaus seine Entsprechung in Experimenten an realen Pflanzen. Ingestad et al. (1986) teilt daher die Experimente nach seinem Konzept in drei Phasen: Vorbereitungsphase, Lag Phase, Experiment. Die Vorbereitungsphase ist dabei besonders wichtig, da das Nährstoffgleichgewicht der Ausgangspflanzen im ungünstigen Fall, z.B. bei großen Stickstoffreserven, die komplette experimentelle Phase bestimmen kann.

Vergleicht man Modellläufe bei unterschiedlicher CO_2 Verfügbarkeit ($V_{CO_2} = 1$ bzw. 1.5), so fällt auf, daß sich unterschiedliche C/N-Verhältnisse einstellen. Der Unterschied der C/N-Verhältnisse entspricht dabei genau dem Verhältnis der Verfügbarkeit von C und N. Da die Aufnahme an Stickstoff in beiden Läufen genau gleich war, ist dieser Unterschied auf verschiedenen Kohlenstoffaufnahme zurückzuführen. Die relative Aufnahmerate (Steigung in logarithmischer Darstellung) bei erhöhtem CO_2 ist dabei in der Anfangsphase erhöht, später zu jedem Zeitpunkt gleich (parallele Geraden, vorübergehende Steigerung der relativen Zuwachsrates). Die Verschiebung der Geraden ist dabei sehr gering, obwohl der resultierend Unterschied im C/N-Verhältnis deutlich ist.

Beide Ergebnisse finden sich in Experimenten, die an realen Pflanzen nach dem Konzept

der relativen Additionsraten durchgeführt wurden (Pettersson et al., 1993; Farage et al., 1998). Der Unterschied der C/N Verhältnisse im realen Experiment ist allerdings weniger ausgeprägt als im Modell. Eine Steigerung der CO₂ Verfügbarkeit um den Faktor 1.5 im Modell entspricht in Natur einer Steigerung der Assimilationsrate um diesen Faktor. Im Modell ist die Kohlenstoffaufnahme (Assimilation) an RubiscoN gekoppelt. Bezieht man die Assimilationsraten aus den beiden Experimenten auf Rubisco bzw. Stickstoffkonzentration, so ergaben die Messungen bei Wachstums-CO₂-Konzentration (360 ppmV und 650 ppmV bzw. 700 ppmV) eben diesen Unterschied um den Faktor 1.5. Die im Modell angenommene Steigerung der Kohlenstoffverfügbarkeit entspricht der Steigerung der Assimilationsraten pro Stickstoff. Zwei Möglichkeiten bleiben, die C/N-Verhältnisse zu erklären: eine Änderung der Stickstoffallokation oder gesteigerte Abgabe von Kohlenstoff. Die beiden zitierten Experimente geben leider keinen Aufschluß, da dort Stickstoffallokation und Kohlenstoffabgabe nicht bestimmt wurden.

Andere Experimente zeigen, daß die Stickstoffallokation dann Richtung Wurzel gesteigert wird, wenn das C/N-Verhältnis gespreizt ist. Dies ist hier der Fall und würde der Spreizung des C/N-Verhältnis entgegenwirken.

Das Modell besitzt keinerlei Kohlenstoffabgabe, daher setzt sich der Unterschied der Kohlenstoffverfügbarkeit vollständig in den Unterschied der C/N-Verhältnisse fort. Reale Pflanzen hingegen geben Kohlenstoff unter anderem durch Atmung und Wurzelexsudation ab. Bei ähnlicher Stickstoffkonzentration im Gewebe ist die Dunkelatmung und Kohlenstoffabgabe an den Boden unter erhöhter CO₂ Konzentration oft gesteigert (Curtis et al., 2000; Zak et al., 2000). Dies deutet darauf hin, daß die Pflanzen unter erhöhtem CO₂ einen größeren Anteil des assimilierten Kohlenstoffes wieder abgegeben haben.

Konstante und variable Nährstoffverfügbarkeit

In Abbildung (E.3 sind die Ergebnisse der Modellversionen für hohe (a, b, c) und niedriger Nährstoffmobilität (d, e, f) dargestellt:

1. konstantes Nährstoffangebot (a, d)
2. konstantes Nährstoffangebot und bei erhöhter Kohlenstoffverfügbarkeit gesteigerte Aufnahmeeffizienz für Stickstoff (b, e)
3. variables Nährstoffangebot und unter erhöhter Kohlenstoffverfügbarkeit gesteigerte Aufnahmeeffizienz für Stickstoff (c, f).

Zuerst fällt auf, daß sich die Varianten mit hoher bzw. niedriger Nährstoffmobilität kaum unterscheiden. Dies ist nicht verwunderlich, da die Nährstoffverfügbarkeit die treibende Kraft in dem Modell ist und diese unabhängig von der Mobilität der Nährstoffe ist. Das Wachstum der Variante mit geringer Nährstoffmobilität ist jedoch geringer, da nur ein geringerer Teil des pflanzlichen Stickstoffes an der Aufnahme von weiterem Stickstoff beteiligt ist.

Vergleicht man die Modellversionen mit verschiedener Kohlenstoffverfügbarkeit ($V_{CO_2} = 1$ bzw. 1.5) so erhält man für die drei Annahmen drei unterschiedliche Ergebnisse:

1. Konstantes N-Angebot, N-Aufnahmeeffizienz unverändert (a, d):
Bei konstantem Nährstoffangebot stellen sich nach einer Ausgleichsphase zu Beginn

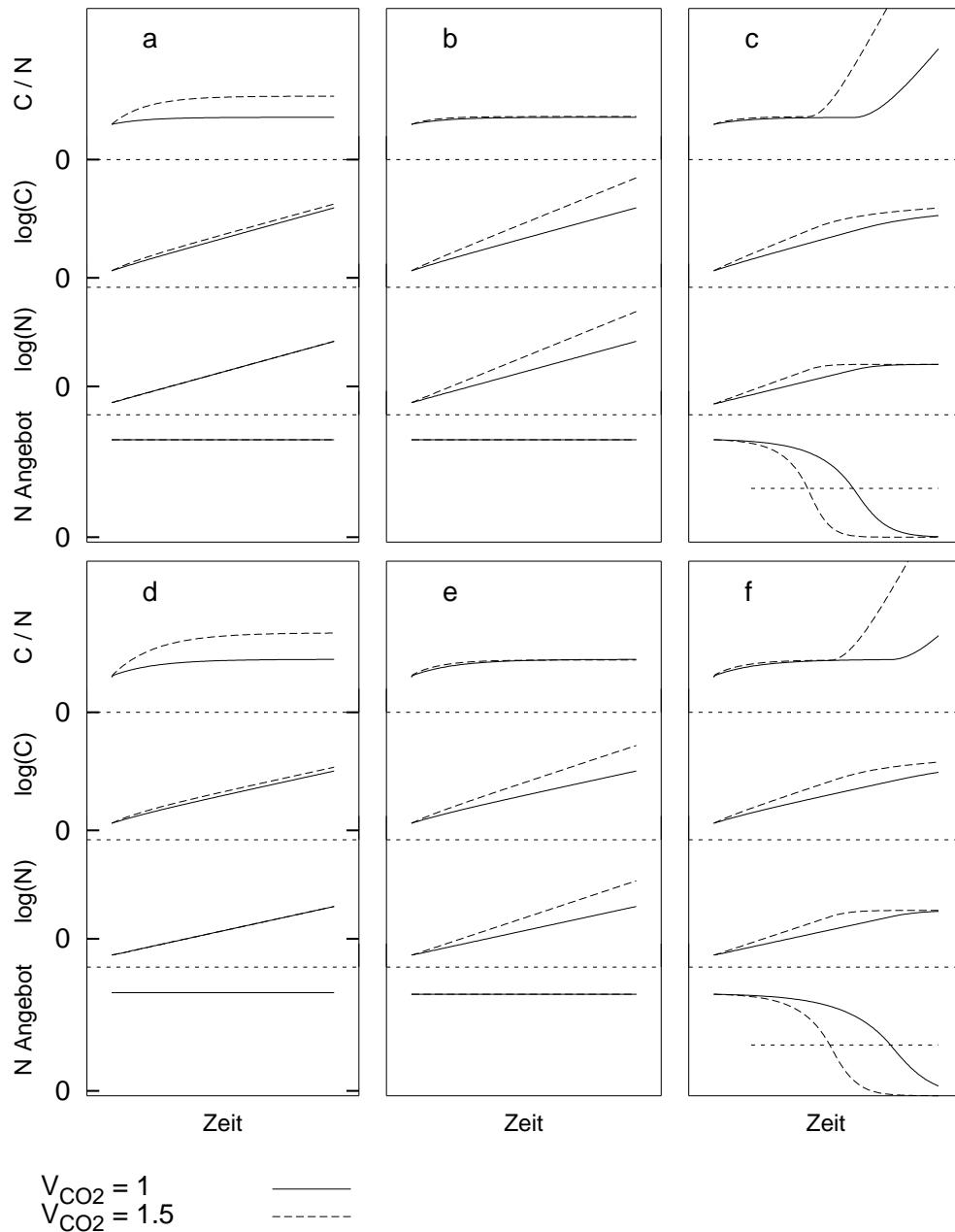


Abbildung E.3: Ergebnisse des Wachstumsmodells für das Wachstum in Nährlösung (a, b, c) und in Boden (d, e, f). Die Modellversionen sind für zwei Kohlenstoffverfügbarkeiten ($V_{CO_2} = 1$ und 1.5) unter drei verschiedenen Randbedingungen gelaufen: 1) konstantes Nährstoffangebot (a, d); 2) konstantes Nährstoffangebot und bei erhöhter Kohlenstoffverfügbarkeit gesteigerte Aufnahmeeffizienz für Stickstoff (b, e); 3) variables Nährstoffangebot und unter erhöhter Kohlenstoffverfügbarkeit gesteigerte Aufnahmeeffizienz für Stickstoff (c, f). Übereinander dargestellt im zeitlichen Verlauf: angebotener Stickstoff (N Angebot), Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt der Pflanze (logarithmisch dargestellt: $\log(N)$, $\log(C)$) und das C/N-Verhältnis der Pflanze (C/N).

des Modellexperimentes konstante relative Zuwachsraten an Stickstoff und Kohlenstoff ein. Es entsteht ein konstantes C/N-Verhältnis im Pflanzengewebe, die Bedingungen von Ingestad für Steady state sind erfüllt. Zu Beginn des Experimentes ist die relative Zuwachsrate an Kohlenstoff unter erhöhter Kohlenstoffverfügbarkeit größer als bei der Vergleichspflanze. Dadurch steigt in dieser Phase ihr C/N Verhältnis.

Später stellen sich gleiche konstante relative Zuwachsraten ein (verschobene Geraden mit gleicher Steigung, transiente Förderung der relativen Wachstumsrate durch leichtere C-Verfügbarkeit). Der Unterschied der C/N-Verhältnisse entspricht nach der Lag Phase genau dem Unterschied der C-Verfügbarkeit.

2. Konstantes N-Angebot, N-Aufnahmeeffizient variabel (b, e):

Nach einer Ausgleichsphase zu Beginn des Modellexperimentes stellen sich konstante relative Zuwachsraten an Stickstoff und Kohlenstoff ein, es entsteht ein konstantes C/N-Verhältnis im Pflanzengewebe, die Bedingungen für Steady state sind erfüllt. Nach der Lag Phase haben beide Varianten das gleiche C/N-Verhältnis, da die Aufnahmeeffizienz der Feinwurzeln für Stickstoff im Modell in demselben Maße verändert wurde wie die C-Verfügbarkeit. Die Pflanzen bei größerer C-Verfügbarkeit und damit einhergehend größerer Aufnahmeeffizienz der Feinwurzeln haben über den gesamten Zeitraum des Experimentes höhere relative Zuwachsraten an Stickstoff und Kohlenstoff. Am Ende sind sie sehr viel stärker gewachsen als die Vergleichspflanzen (anhaltende Förderung der relativen Wachstumsrate durch leichtere C-Verfügbarkeit).

3. Variables N-Angebot, N-Aufnahmeeffizient erhöht (c, f):

Bei konstantem N-Angebot stellt sich nach der Lag Phasen ein konstantes C/N-Verhältnis im Pflanzengewebe ein; die Bedingungen für Steady state sind über weite Phasen des Experimentes erfüllt. Anders ist dies bei abnehmendem Stickstoffangebot. Nach der Lag Phase stellen sich kurz konstante relative Zuwachsraten und C/N-Verhältnisse ein. Das Nährstoffangebot sinkt zwar, aber es befindet sich während dieser Zeit oberhalb der Grenze, bei der die Nährstoffaufnahme durch das Angebot limitiert ist (horizontale, gestrichelte Linie). Sobald das Nährstoffangebot die Grenze unterschreitet, wird die Aufnahme durch das Angebot limitiert, die Nährstoffverfügbarkeit sinkt. Die relative Zuwachsrate an Stickstoff wird geringer, die C/N Verhältnisse der Pflanzen steigen steil. Sobald der N-Vorrat komplett aufgebraucht ist, steigen die C/N-Verhältnisse linear. Die relative Zuwachsrate an Kohlenstoff ist bei leichterer C-Verfügbarkeit nur zu Beginn des Experiments gesteigert (transiente Förderung der Wachstumsrate durch leichtere C-Verfügbarkeit). Die Pflanzen wachsen in dieser Modellversion nur für kurze, schwer abzuschätzende Zeit in einem physiologischen Gleichgewicht bei konstanten C/N-Verhältnissen.

Weil die Pflanzen bei leichterer Kohlenstoffverfügbarkeit auch effizienter Stickstoff aufnehmen, sinkt das Angebot früher unter die kritische Marke, bei der das Angebot die N-Verfügbarkeit limitiert. Das gesamte Angebot an Stickstoff ist eher aufgebraucht. Die C/N-Verhältnisse sind zu Beginn des Experiments, nach der Lag Phase und solange die N-Verfügbarkeit noch nicht durch das Angebot limitiert ist, fast gleich. Sobald aber die N-Verfügbarkeit der Hoch-CO₂-Variante abnimmt weichen sie stark auseinander.

Genau die gleichen Effekte treten auf, wenn man in Nährlösung mit konstanter Addition von Nährstoffen arbeitet und nicht konstante relative Additionsraten an Nährstoffen zu der Nährlösung gibt (Beispiel: Lutze (1998)). Die Nährstoffverfügbarkeit nimmt mit wachsenden Pflanzen ab, das C/N-Verhältnis spreizt mit der Zeit, das Ergebnis der Messung ist in erster Linie abhängig vom Zeitpunkt der Messung.

Die Ergebnisse, die das Modellexperiment liefert, findet man in ihrer Tendenz auch bei Experimenten, die an realen Pflanzen durchgeführt wurden.

Wenn Pflanzen bei höherer C- und konstanter N-Verfügbarkeit wachsen, so erreichen sie zu Beginn des Wachstums höhere relative Zuwachsraten an Stickstoff und Kohlenstoff als die

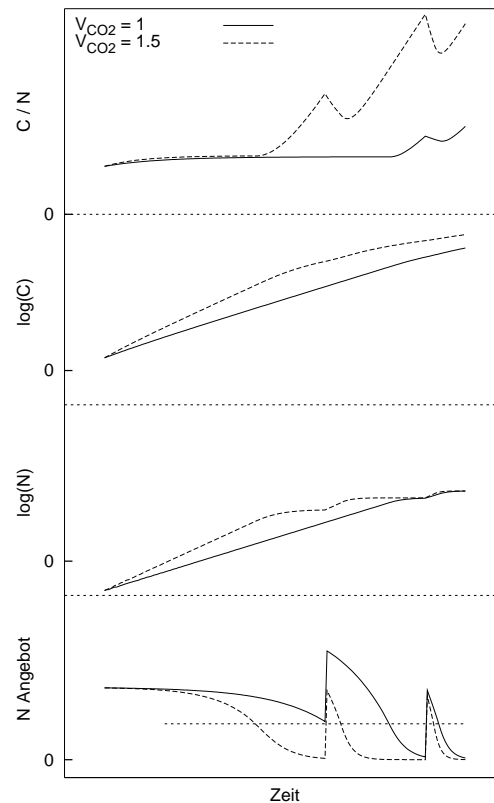


Abbildung E.4: Übereinander dargestellt der zeitliche Verlauf: angebotener Stickstoff (N Angebot), Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt der Pflanze (logarithmisch dargestellt: $\log(N)$, $\log(C)$) und das C/N-Verhältnis der Pflanze (C/N).

Vergleichspflanzen. Später haben sie gleiche relative Zuwachsraten, aber auf einem höheren Niveau der Gehalte. Die relativen Zuwachsraten sind nur transient erhöht. Die Pflanzen haben im Verlauf des Experimentes konstante aber geringere Stickstoffkonzentrationen im Gewebe. Zum Ende der Experimente haben diese Pflanzen auch im realen Experiment deutlich mehr Stickstoff und Kohlenstoff aufgenommen, die C/N-Verhältnisse sind etwas weiter als bei den Vergleichspflanzen (Marriott et al., 2001; Farage et al., 1998). Die Ergebnisse der Experimente an realen Pflanzen liegen also zwischen den extremen des Modellexperiments: mehr Stickstoff aufgenommen (analog b, e) aber nur transiente Förderung der relativen Zuwachsrate (a, d).

Wachsen Pflanzen bei höherer C- und variabler N-Verfügbarkeit, so erreichen sie zu Beginn des Wachstums ebenfalls höhere relative Zuwachsraten an Stickstoff und Kohlenstoff als die Vergleichspflanzen. Oft sinken die relativen Zuwachsraten mit der Dauer des Experimentes und die C/N-Verhältnisse spreizen stark. Zum Ende des Experimentes haben die Pflanzen gleich viel Stickstoff aufgenommen, die relativen Zuwachsraten waren zu Beginn des Experimentes durch leichtere C-Verfügbarkeit erhöht, später aber gleich denen der Vergleichspflanzen und die C/N-Verhältnisse sind stark gespreizt (z.B. Farage et al. (1998)).

Düngung

Eine interessante Variante des Modells mit höherer Stickstoffaufnahmeeffizienz bei leichte-

rer C-Verfügbarkeit und variablem Stickstoffangebot ist die Version mit Stickstoffdüngung im Verlauf des Modellexperiments (Abbildung E.4). In der dargestellten Variante wurde nach 2/3 und 4/5 der Gesamtdauer des Experimentes jeweils die gleiche Menge Stickstoff zugegeben, die zu Beginn vorhanden war. Im Vergleich der Modellvarianten mit unterschiedlicher N-Aufnahmeeffizienz entwickelte sich das Stickstoffangebot im Verlauf des Experimentes sehr verschieden. Während bei niedriger Aufnahmeeffizienz das Angebot bis ca. 3/4 der Dauer des Experimentes über der Limitation durch die Verfügbarkeit lag, sank das Angebot bei hoher N-Aufnahmeeffizienz schon nach knapp der Hälfte des Experimentes unter die kritische Marke, mit den oben beschriebenen Folgen. Die erste Düngung trifft zudem auf unterschiedlich entwickelte Pflanzen: die Pflanzen mit erhöhter N-Aufnahmeeffizienz sind wesentlich größer. Dies führt dazu, daß sie den zusätzlichen Stickstoff schneller aufnehmen und wieder deutlich früher in den Bereich der Limitation durch die Stickstoffverfügbarkeit geraten.

Während die Vergleichspflanzen lange Zeit bei Steady state wachsen, ist das Gleichgewicht der Pflanzen mit hoher N-Aufnahmeeffizienz früh durch die Limitation der Stickstoffverfügbarkeit gestört. In dem hier dargestellten Szenario erfährt die Pflanze mit hoher Stickstoffaufnahmeeffizienz durch die Düngung eine starke Störung des physiologischen Gleichgewichtes, während das Wachstum der Vergleichspflanzen fast über den gesamten Zeitraum des Experimentes nicht durch wechselnde N-Verfügbarkeit beeinflusst wurde.

Diskussion

Das Modell soll kein realistisches Modell für wachsende Pflanzen sein, es soll die Bedeutung der Nährstoffverfügbarkeit für Steady state und Wachstum verdeutlichen. Daher ist es auf sehr einfachen Annahmen aufgebaut und alle Prozesse, die nicht direkt mit Wachstum und Nährstoffverfügbarkeit zu tun haben, sind nicht berücksichtigt. Dadurch wird auch jede Reaktion der Pflanze auf sich ändernde Bedingungen ausgeschlossen und jede Änderung äußert sich sofort in den C/N-Verhältnissen.

Die Annahmen die den Wachstumsbedingungen zugrunde liegen gelten für Phasen des Wachstums, in denen die Pflanzen keiner ontogenetischen Entwicklung unterliegen: konstante Allokationsmuster und damit ein konstantes Sproß - Wurzel Verhältnis, konstante relative Verfügbarkeit von Kohlenstoff. In der Regel gilt dies für kleine Pflanzen zu Beginn ihrer Entwicklung in der vegetativen Wachstumsphase, nachdem die Zuwachsraten nicht mehr durch Reserven aus Samen bestimmt werden, und solange exponentielles Wachstum möglich ist, da keine Selbstbeschattung auftritt. In diesem Fall ist die Skala der Zeitachse auf Tage zu beziehen. Mit Einschränkungen lassen sich die Grundtendenzen der Ergebnisse auch auf längere Experimente an ausdauernden Pflanzen (Bäumen) oder Ökosysteme beziehen. Dann liegen der Zeitskala Jahre zugrunde.

Was sind nun die Ergebnisse?

1. Lag Phase: Zu Beginn des Experimentes ist eine Lag Phase zu erwarten, bis sich ein konstantes anhaltendes Steady state einstellen kann. Diese Phase war in allen Modellversionen durch eine höhere relative Zuwachsrates an Kohlenstoff bei leichterer C-Verfügbarkeit geprägt. In dieser Phase prägen sich dadurch unterschiedliche C/N-Verhältnisse aus.

2. Konstante relative Additionsrate bzw. konstante Stickstoffverfügbarkeit und gleiche N-Aufnahmeeffizienz pro Stickstoff: Zwischen einem Experiment mit konstanter relativer Additionsrate und konstantem Stickstoffangebot besteht kein prinzipieller Unterschied, solange die Stickstoffverfügbarkeit konstant bleibt. Bei unterschiedlicher C-Verfügbarkeit entwickeln sich gleiche relative Zuwachsraten; unter leichterer C-Verfügbarkeit auf höherem Niveau. Die C/N-Verhältnisse sind konstant aber leicht gespreizt, entsprechend der besseren C-Verfügbarkeit.
3. Konstante Stickstoffverfügbarkeit und erhöhte N-Aufnahmeeffizienz bei leichterer C-Verfügbarkeit: Bei leichterer C-Verfügbarkeit sind die relativen Zuwachsraten an C und N über die komplette Zeit des Experiments höher. Die C/N-Verhältnisse sind je nach Verhältnis der C-Verfügbarkeit und N-Aufnahmeeffizienz gleich oder leicht gespreizt.
4. Variable Stickstoffverfügbarkeit: Das physiologische Gleichgewicht während der Entwicklung kann durch die N-Verfügbarkeit dominiert werden. Auch punktuelle Düngung kann zu sehr schwankender N-Verfügbarkeit und damit variierendem inneren Gleichgewicht beitragen. Am Ende des Experiments sind die aufgenommen Mengen an Stickstoff annähernd gleich, da nahezu der komplette Vorrat an Stickstoff aufgenommen wurde, und die C/N-Verhältnisse stark gespreizt.

Literaturverzeichnis

- Ågren, G., 1996. Nitrogen productivity or photosynthesis minus respiration to calculate plant growth? *Oikos*, **76**, 529–535.
- Ågren, G. I., 1985. Theory for growth of plants derived from the nitrogen productivity concept. *Physiologia Plantarum*, **64**, 17–28.
- Ågren, G. I., 1994. The interaction between CO₂ and plant nutrition. *Oecologia*, **98**, 239–240.
- Alberts, B., D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts und J. Watson, 1994. *Molekularbiologie der Zelle*, Kap. Molekulare Organisation von Zellen, S. 434 ff. VCH Verlagsgesellschaft Weinheim.
- Allen, L. H., E. C. Bisbal und K. J. Boote, 1998. Nonstructural carbohydrates of soybean plants grown in subambient and superambient levels of CO₂. *Photosynthesis Research*, **56**, 143–155.
- Amthor, J. S., 1989. *Respiration and Productivity*, Kap. Physiology of Respiration. Springer Verlag.
- Amthor, J. S., 1994. Plant respiratory responses to the environment and their effects on the carbon balance. In R. E. Wilkinson (Hg.), *Plant-Environment Interactions*, S. 501–504. Marcel Dekker Inc, New York.
- Amthor, J. S., 2000. Direct effect of elevated CO₂ on nocturnal in situ leaf respiration in nine temperate deciduous tree species is small. *Tree physiology*, **20**, 139–140.
- Amthor, J. S., 2001. Effects of atmospheric CO₂ concentration on wheat yield: review of results from experiments using various approaches to control CO₂ concentration. *Field Crops Research*, **73**, 1–34.
- Amthor, J. S., G. W. Koch und A. J. Bloom, 1992. CO₂ inhibits respiration in leaves of *Rumex crispus* (L.). *Plant Physiology*, **98**, 757–760.
- Apple, M., D. Olszyk, D. Omrod, J. Lewis, D. Southworth und D. Tingey, 2000. Morphology and stomatal function of Douglas Fir needles exposed to climate change: elevated CO₂ and temperature. *International Journal of Plant Science*, **161**, 127–132.
- Arnone, J., 1999. Symbiotic N₂ fixation in a high Alpine grassland: effects of four growing seasons of elevated CO₂. *Functional Ecology*, **13**, 383–387.
- Aslam, M., R. Travis und R. Huffaker, 1992. Comparative kinetics and reciprocal inhibition of nitrate and nitrite uptake in roots of uninduced and induced barley seedlings. *Plant Physiology*, **1992**, 1124–1133.

- Aslam, M., R. Travis und D. Rains, 1996. Evidence for substrate induction of a nitrate efflux system in barley. *Plant Physiology*, **112**, 1167–1175.
- Atkin, O., 1996. Reassessing the nitrogen relations of arctic plants: A mini review. *Plant, Cell and Environment*, **19**, 695–704.
- Atkin, O., C. Holly und M. Ball, 2000. Acclimation of snow gum *Eucalyptus pauciflora* leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: The importance of changes in the capacity and temperature sensitivity. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 15–26.
- Avigad, G., 1990. Disaccharides. In P. M. Dey (Hg.), *Methods in Plant Biochemistry*, Bd. 2, S. 111–189. Academic Press.
- Azcon-Bieto, J., D. Day und H. Lambers, 1983. The regulation of respiration in the dark in wheat leaf. *Plant Science Letters*, **32**, 313–320.
- Azcon-Bieto, J. und C. B. Osmond, 1983. Relationship between photosynthesis and respiration: The effect of carbohydrate status on the rate of CO_2 production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. *Plant Physiology*, **71**, 574–581.
- Baker, J., H. Allen, K. Boote und N. Pickering, 2000. Direct effects of atmospheric carbon dioxide concentration on whole canopy dark respiration of rice. *Global Change Biology*, **6**, 275–286.
- Ball, J. T., 1987. Calculations related to gas exchange. In E. Zeiger, G. D. Farquhar und I. R. Cowan (Hg.), *Stomatal Function*, S. 445–476. Stanford University Press, Stanford, California.
- BassiriRad, H., K. L. Griffin, J. F. Reynolds und B. R. Strain, 1997a. Changes in root NO_3^- and NH_4^+ absorption rates of loblolly and ponderosa pine in response to CO_2 enrichment. *Plant and Soil*, **190**, 1–9.
- BassiriRad, H., K. L. Griffin, B. R. Strain und J. F. Reynolds, 1996a. Effects of CO_2 enrichment on growth and root (NH_4^+) -N-15 uptake rate of loblolly pine and ponderosa pine seedlings. *Tree Physiology*, **16**, 957–962.
- BassiriRad, H., V. P. Gutschick und J. Lussenhop, 2001. Root system adjustments: regulation of plant nutrient uptake and growth responses to elevated CO_2 . *Oecologia*, **126**, 305–320.
- BassiriRad, H., S. A. Prior und H. H. Rogers, 1999. A method of determining NH_4^+ and NO_3^- uptake kinetics in intact roots: Effects of CO_2 enrichment on trees and crop species. *Plant and Soil*, **217**, 195–204.
- BassiriRad, H., J. Reynolds, R. A. Virginia und M. H. Brunelle, 1997b. Growth and root NO_3^- and NH_4^+ uptake capacity of three desert species in response to atmospheric CO_2 enrichment. *Australian Journal of Plant Physiology*, **24**, 353–358.
- BassiriRad, H., R. B. Thomas, J. F. Reynolds und B. R. Strain, 1996b. Differential responses of root uptake kinetics of NH_4^+ and NO_3^- to enriched atmospheric CO_2 concentration in field-grown loblolly pine. *Plant, Cell and Environment*, **19**, 367–371.
- Baxter, R., T. Ashenden und J. Farrar, 1997. Effect of elevated CO_2 and nutrient status on growth, dry matter partitioning and nutrient content of *Poa alpina* var *vivipara* L. *Journal Of Experimental Botany*, **48**, 1477–1486.

- Baxter, R. und J. Farrar, 1999. Export of carbon from leaf blades of *Poa alpina* L. at elevated CO₂ and two nutrient regimes. *Journal Of Experimental Botany*, **50**, 1215–1221.
- Beerling, D. und C. Kelly, 1997. Stomatal density responses to temperate woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: a comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany*, **84**, 1572–1583.
- Beerling, D., J. McElwain und C. Osborne, 1998. Stomatal responses of *Ginkgo biloba* to changes in atmospheric CO₂ concentrations. *Journal of Experimental Botany*, **49**, 1603–1607.
- Beerling, D. J., J. Heath, F. I. Woodward und T. A. Mansfield, 1996. Drought-CO₂ interactions in trees: observations and mechanisms. *New Phytol.*, **134**, 235–242.
- Berlekamp, J., A. Schürmann und G. Esser, 1991. Zur Regulation des Respirationsflusses bei Weizen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, **20**, 777–785.
- Berner, R. A., 1994. GEOCARB-II - a revised model of atmospheric CO₂ over phanerozoic time. *American Journal of Science*, **294**, 56–91.
- Berntson, G. und F. Bazzaz, 1998. Regenerating temperate forest mesocosms in elevated CO₂: belowground growth and nitrogen cycling. *Oecologia*, **113**, 115–125.
- Billes, G., H. Rouhier und P. Bottner, 1993. Modifications of the carbon and nitrogen allocations in the plant (*Triticum aestivum* L.) soil system in response to increased atmospheric CO₂ concentration. *Plant and Soil*, **157**, 215–225.
- Bouma, T. Y., K. L. Nielsen, D. M. Eissenstat und J. P. Lynch, 1997. Soil CO₂ concentration does not affect growth or root respiration in bean or citrus. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 1495–1505.
- Brouwer, R., 1962. Nutrient influence on the distribution of the dry matter in the plant. *Netherland Journal of Agricultural Science*, **10**, 399–408.
- Bunce, J., 2000. Responses of stomatal conductance to light, humidity and temperature in winter wheat and barley grown at three concentrations of carbon dioxide in the field. *Global Change Biology*, **6**, 371–382.
- Bunce, J., 2001. Direct and acclimatory responses of stomatal conductance to elevated carbon dioxide in four herbaceous crop species in the field. *Global Change Biology*, **7**, 323.
- Byrd, G. T., R. F. Sage und R. H. Brown, 1992. A comparison of dark respiration between C₃ and C₄ plants. *Plant physiol*, **100**, 191–198.
- Cabrerizo, P. M., E. M. Gonzalez, P. M. Aparicio-Tejo und C. Arrese-Igor, 2001. Continuous CO₂ enrichment leads to increased nodule biomass, carbon availability to nodules and activity of carbon-metabolising enzymes but does not enhance specific nitrogen fixation in pea. *Physiologia Plantarum*, **113**, 33–40.
- Cannell, M. und J. Thornley, 1998. N-poor ecosystems may respond more to elevated [CO₂] than N-rich ones in the long term. A model analysis of grassland. *Global Change Biology*, **4**, 431–442.
- Cannell, M. G. R. und J. H. M. Thornley, 2000. Modelling the Components of Plant Respiration: Some Guiding Principles. *Annals of Botany*, **85**, 45–54.

- Case, A., P. Curtis und A. Snow, 1998. Heritable variation in stomatal responses to elevated CO₂ in wild radish. *American Journal of Botany*, **85**, 253–258.
- Centritto, M., Lee und P. Jarvis, 1999a. Long-term effects of elevated carbon dioxide concentration and provenance on four clones of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). I. Plant growth, allocation and ontogeny. *Tree Physiology*, **19**, 799–806.
- Centritto, M., H. S. J. Lee und P. Jarvis, 1999b. Long-term effects of elevated carbon dioxide concentration and provenance on four clones of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). II. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency. *Tree Physiology*, **19**, 807–814.
- Ceulemans, R. und M. Mousseau, 1994. Transley Review No. 71 Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytol.*, **127**, 425–446.
- Chapin, F. S. und P. R. Tryon, 1983. Habitat and leaf habit as determinants of growth, nutrient absorption, and nutrient use by Alaskan taiga forest species. *Canadian Journal of Forest Research*, **13**, 818–826.
- Chen, X. M., G. B. Begonia und J. D. Hesketh, 1995. Soybean stomatal acclimation to long-term exposure to CO₂-enriched atmosphere. *Photosynthetica*, **31**, 51–57.
- Cheng, L. und L. Fuchigami, 2000. Rubisco activation state decreases with increasing nitrogen content in apple leaves. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 1687–1694.
- Coleman, J. S., K. D. M. McConnaughay und F. A. Bazzaz, 1993. Elevated CO₂ and plant nitrogen-use: is reduced tissue nitrogen concentration size-dependent. *Oecologia*, **93**, 195–200.
- Conroy, J. und P. Hocking, 1993. Nitrogen nutrition of C₃ plants at elevated atmospheric CO₂. *Physiologia Plantarum*, **89**, 570–576.
- Conroy, J. P., 1992. Influence of elevated atmospheric CO₂ concentrations on plant nutrition. *Aust. J. Bot.*, **40**, 445–456.
- Cowan, I., 1977. Stomatal behaviour und environment. *Advances in Botanical Research*, **4**, 117–128.
- Cromer, R. N. und P. G. Jarvis, 1990. Growth and biomass partitioning in *Eucalyptus grandis* seedlings in response to nitrogen supply. *Aust. J. Plant Physiol.*, **17**, 503–515.
- Crush, J. R., 1994. Elevated atmospheric CO₂ concentration and rhizosphere nitrogen fixation in four forage plants. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **37**, 455–463.
- Cruz, C., S. H. Lips und M. A. Martins-Loucao, 1997. Changes in the morphology of roots and leaves of carob seedlings induced by nitrogen source and atmospheric carbon dioxide. *Annals of Botany*, **80**, 817–823.
- Cure, J. D., T. W. J. Rufty und D. W. Israel, 1991. Assimilate relations in source and sink leaves during acclimation to a CO₂-enriched atmosphere. *Physiologia Plantarum*, **83**, 687–695.
- Curtis, P., C. S. Vogel, X. Z. Wang, K. S. Pregitzer, D. R. Zak, J. Lussenhop, M. Kubiske und J. A. Teeri, 2000. Gas exchange, leaf nitrogen, and growth efficiency of *Populus tremuloides* in a CO₂ enriched atmosphere. *Ecological Applications*, **10**, 3–17.

- Curtis, P. und X. Wang, 1998. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, **113**, 299–313.
- Curtis, P. S., 1996. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant Cell and Environment*, **19**, 127–137.
- Curtis, P. S., C. S. Vogel, K. S. Pregitzer, D. R. Zak und J. A. Teeri, 1995. Interacting effects of soil fertility and atmospheric CO₂ on leaf area growth and carbon gain physiology in *Populus euramericana* (DODE) GUINIER. *New Phytologist*, **129**, 253–263.
- Dakora, F. D. und B. G. Drake, 2000. Elevated CO₂ stimulates associative N₂ fixation in a C₃ plant of the Chesapeake Bay wetland. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 943–953.
- Daniele-Vedele, F., S. Filleur und M. Caboche, 1998. Nitrate transport: a key step in nitrate assimilation. *Current opinion in Biology*, **1**, 235–239.
- Delhon, P., A. Gojon, P. Tillard und L. Passama, 1995. Diurnal Regulation of NO₃⁻ uptake in soybean plants. *Journal of Experimental Botany*, **46**, 1585–1594.
- Den Hertog, J., I. Stulen, F. Fonseca und P. Delea, 1996. Modulation of carbon and nitrogen allocation in *Urtica dioica* and *Plantago major* by elevated CO₂: Impact of accumulation of nonstructural carbohydrates and ontogenetic drift. *Physiologia Plantarum*, **98**, 77–88.
- Dipperry, J. K., D. T. Tissue, R. B. Thomas und B. R. Strain, 1995. Effects of low and elevated CO₂ on C₃ and C₄ annuals. 1. Growth and Biomass allocation. *Oecologia*, **101**, 13–20.
- Dixon, M., D. le Thiec und J. Garrec, 1995. The growth and gas exchange response of soil-planted Norway spruce (*Picea abies*) and red oak (*Quercus rubra*) exposed to elevated CO₂ and to naturally occurring drought. *New Phytologist*, **129**, 265–273.
- Drake, B. G., J. Azcon-Bieto, J. Bunce, P. Dijkstr, J. Farrar, R. Gifford, M. Gonzalez-Meler, G. Koch, H. Lambers, J. Siedow und S. Wullschleger, 1999. Does elevated atmospheric CO₂ inhibit mitochondrial respiration in green plants? *Plant, Cell and Environment*, **649**, 649–657.
- Drake, B. G., M. A. G. Meler und S. P. Long, 1997. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Review Of Plant Physiology And Plant Molecular Biology*, **48**, 609–639.
- Drew, M. und L. Saker, 1975. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley: II Localised compensatory changes in lateral root growth and the rates of nitrate uptake when nitrate is restricted to only one part of the root system. *Journal of Experimental Botany*, **26**, 79–90.
- Dyckmans, J., H. Flessa, A. Polle und F. Beese, 2000. The effect of elevated [CO₂] on uptake and allocation of C-13 and N-15 in beech (*Fagus sylvatica* L.) during leafing. *Plant Biology*, **2**, 113–120.
- Eamus, D. und P. G. Jarvis, 1989. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecological Research*, **19**, 1–55.
- Eamus, D. und H. Prichard, 1998. A cost-benefit analysis of leaves of four Australian savanna species. *Tree Physiology*, **18**, 537–545.

- Ehrendorfer, F., 1993. *Lehrbuch der Botanik.*, Kap. Evolution und Systematik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- el Kohen, A., H. Rouhier und M. Mousseau, 1992. Changes in dry weight and nitrogen partitioning induced by elevated CO₂ depend on soil nutrient availability in sweet chestnut (*Castanea sativa* MILL): Dry weight partitioning, nitrogen partitioning. *Annales des Sciences Forestieres*, **49**, 83–90.
- Enting, I., T. Wigley und M. Heimann, 1994. Future emissions and concentrations of carbon dioxide: Key ocean/atmosphere/land analyses. *CSIRO Division of Atmospheric Research Technical Paper*, **No.31**, –.
- Entry, J., G. Runion, S. Prior, R. Mitchell und H. Rogers, 1998. Influence of CO₂ enrichment and nitrogen fertilization on tissue chemistry and carbon allocation in longleaf pine seedlings. *Plant And Soil*, **200**, 3–11.
- Ericsson, T., 1995. Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil*, **168-169**, 205–214.
- Esser, G., 1999. Bedeutung der Mineralstoffe, insbesondere des Stickstoffs. In M. Heimann, C. Weber, J. C. Duinker, A. Körtzinger, L. Mintrop, N. Buchmann, E.-D. Schulze, M. Hein, A. Bondeau, W. Cramer, M. Lindner und G. Esser (Hg.), *Natürliche Senken und Quellen des atmosphärischen Kohlendioxids: Stand des Wissens und Optionen des Handelns.*, Report No, 287. Max-Planck-Institut für Meteorologie.
- Esser, G. und J. Hoffstadt, 2000. Giessen Global Generic Water Conductance Model, Model Versions 2.10 and 2.20. *Mitteilungen aus dem Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Giessen.*, **Heft 4**.
- Esser, G., J. Hoffstadt, F. Mack und U. Wittenberg, 1994. High Resolution Biosphere Model, Documentation, Model Version 3.00.00. *Mitteilungen aus dem Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Giessen.*, **Heft 2**.
- Etheridge, D. M., L. P. Steele, R. J. Francey, J. M. Barnola und V. I. Morgan, 1996. Natural and anthropogenic changes in atmospheric CO₂ over the last 1000 years from air in antarctic ice and firn. *Journal of Geophysical Research - Atmosphere*, **101**, 4115–4128.
- Ewert, M., W. Outlaw, S. Zhang, K. Aghoram und K. Riddle, 2000. Accumulation of an apoplastic solute in the guard-cell wall is sufficient to exert a significant effect on transpiration in *Vicia faba* leaves. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 195–203.
- Fangmeier, A., U. Grütters, U. Hertstein, A. Hofmann-Sandhage, B. Vermehren und H.-J. Jäger, 1996. Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat. I. Growth and yield. *Environmental Pollution*, **91**, 381–390.
- Fangmeier, A., U. Grütters, P. Högy, B. Vermehren und H.-J. Jäger, 1997. Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat. II: Nutrients (N, P, K, S, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn). *Environmental Pollution*, **96**, 43–59.
- Fangmeier, A. und H.-J. Jäger, 2001. Wirkungen erhöhter CO₂ Konzentrationen. In R. Guderian (Hg.), *Handbuch der Umweltveränderungen und Ökotoxikologie*. Springer, Berlin.
- Farage, P., I. McKee und S. Long, 1998. Does a low nitrogen supply necessarily lead to acclimation of photosynthesis to elevated CO₂? *Plant Physiology*, **118**, 573–580.

- Farquhar, G. D. und S. von Caemmerer, 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In O. Lange, P. Nobel, und H. Ziegler (Hg.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Bd. 12B. Physiological Plant Ecology II: Water Relations and Carbon Assimilation, S. 549–587. Springer Verlag, Berlin.
- Farquhar, G. D., S. von Caemmerer und J. A. Berry, 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, **149**, 78–90.
- Farrar, J. F., 1985. The respiratory source of CO₂. *Plant, Cell and Environment*, **8**, 427–438.
- Farrar, J. F. und D. L. Jones, 2000. The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, **147**, 43–53.
- Ferris, R., M. Sabatti, F. Miglietta, R. F. Mills und G. Taylor, 2001. Leaf area is stimulated in *Populus* by free air CO₂ enrichment (POPFACE), through increased cell expansion and production. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 305–317.
- Field, C. B., R. B. Jackson und H. A. Mooney, 1995. Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 1214–1225.
- Fischer, B. U., M. Frehner, T. Hebeisen, S. Zanetti, F. Stadelmann, A. Luscher, U. Hartwig, G. Hendrey, H. Blum und J. Nosberger, 1997. Source-sink relations in *Lolium perenne* L. as reflected by carbohydrate concentrations in leaves and pseudo-stems during regrowth in a free air carbon dioxide enrichment (FACE) experiment. *Plant Cell And Environment*, **20**, 945–952.
- Fonseca, F., C. Bowsher und I. Stulen, 1997. Impact of elevated atmospheric carbon dioxide on nitrate reductase transcription and activity in leaves and roots of *Plantago major*. *Physiologia Plantarum*, **100**, 940–948.
- Forde, B. G., 2000. Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. *Biochimica et Biophysica Acta-Biomembranes*, **1465**, 219–235.
- Foyer, C., 2000. Biochemistry of CO₂ fixation: Regulation of Rubisco activity. <http://www.iarc.bbsrc.ac.uk/res/depts/biochem/martin/tmrubiscoactivity.html>; Department of Biochemistry and Physiology, UK.
- Freeman, M., 1998. *Leaf gas exchange in mature beech (Fagus sylvatica L.) exposed to long term elevated CO₂ in branch bags*. Dissertation, Royal Veterinary and Agricultural University, Horsholm, Denmark.
- Friedlingstein, P., I. Fung, E. Holland, J. John, G. Brasseur, D. Erickson und D. Schimel, 1995. On the contribution of CO₂ fertilization to the missing biospheric sink. *Global Biogeochemical Cycles*, **9**, 541–556.
- Friedlingstein, P., G. Joel, C. Field und I. Fung, 1999. Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. *Global Change Biology*, **5**, 755–770.
- Gebauer, R., J. F. Reynolds und B. R. Strain, 1996. Allometric relations and growth in *Pinus taeda*: The effect of elevated CO₂ and changing N availability. *New Phytologist*, **134**, 85–93.

- Geiger, M., V. Haake, F. Ludewig, U. Sonnewald und M. Stitt, 1999. The nitrate and ammonium nitrate supply have a major influence on the response of photosynthesis, carbon metabolism, nitrogen metabolism and growth to elevated carbon dioxide in tobacco. *Plant Cell And Environment*, **22**, 1177–1199.
- Geiger, M., P. Walch-Liu, C. Engels, J. Harnecker, E.-D. Schulze, F. Ludewig, U. Sonnewald, W.-R. Scheible und M. Stitt, 1998. Enhanced carbon dioxide leads to a modified diurnal rhythm of nitrate reductase activity in older plants, and a large stimulation of nitrate reductase activity and higher levels of amino acids in young tobacco plants. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 253–268.
- Gleadow, R. M., W. J. Foley und I. E. Woodrow, 1998. Enhanced CO₂ alters the relationship between photosynthesis and defence in cyanogenic *Eucalyptus cladocalyx* F. MUELL. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 12–22.
- Gojon, A., L. Dapoigny, L. Lejay, P. Tillard und T. W. Rufty, 1998. Effects of genetic modification of nitrate reductase expression on ¹⁵NO₃⁻-uptake and reduction in *Nicotiana* plants. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 43–53.
- Gradmann, D., M. Blatt und G. Thiel, 1993. Electrocoupling of ion transporters in plants. *Journal of Membrane Biology*, **136**, 327–332.
- Granato, T. und C. Raper, 1989. Proliferation of maize roots in response to localised supply of nitrate. *Journal of Experimental Botany*, **40**, 263–275.
- Griffin, K., D. Tissue, M. Turnbull und D. Whitehead, 2000. The onset of photosynthetic acclimation to elevated CO₂ partial pressure in field grown *Pinus radiata* after 4 years. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 1089–1098.
- Griffin, K. L., J. T. Ball und B. R. Strain, 1996. Direct and indirect effects of elevated CO₂ on whole-shoot respiration in ponderosa pine seedlings. *Tree physiol*, **16**, 33–41.
- Griffin, K. L., W. E. Winner und B. R. Strain, 1995. Growth and dry matter partitioning in loblolly and ponderosa pine seedlings in response to carbon and nitrogen availability. *New Phytologist*, **129**, 547–556.
- Grimmer, C., T. Bachfischer und E. Komor, 1999. Carbohydrate partitioning into starch in leaves of *Ricinus communis* L. grown under elevated CO₂ is controlled by sucrose. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 1275–1280.
- Grodzinski, B., J. Jiao und E. D. Leonardos, 1998. Estimating photosynthesis and concurrent export rates in C₃ and C₄ species at ambient and elevated CO₂. *Plant Physiol.*, **117**, 207–215.
- Grünhage, L., K. Hanewald, H.-J. Jäger und W. Ott, 1996. Auswirkungen dynamischer Veränderungen der Luftzusammensetzung und des Klimas auf terrestrische Ökosysteme in Hessen II. Umweltbeobachtungs -und Klimafolgenforschungsstation Linden: Jahresbericht 1995. *Umweltplanung, Arbeits und Umweltschutz*, **220**, –.
- Gunderson, C. A. und S. D. Wullschleger, 1994. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: a broader perspective. *Photosynthesis Research*, **39**, 369–388.
- Hakla, K., R. Helio, E. Tuhkanen und T. Kaukoranta, 1999. Photosynthesis and Rubisco kinetics in spring wheat and meadow fescue under conditions of simulated climate change

- with elevated CO₂ and increased temperatures. *Agricultural and Food Science in Finland*, **8**, 441–457.
- Harmens, H., C. Stirling, C. Marshall und J. Farrar, 2000. Does down-regulation of photosynthesis capacity by elevated CO₂ depend on N supply in *Dactylis glomerata*. *Physiologia Plantarum*, **108**, 43–50.
- Haxeltine, A., C. Prentice und I. Cresswell, 1996. A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 651–666.
- Heath, J., 1998. Stomata of trees growing in CO₂-enriched air show reduced sensitivity to vapour pressure deficit and drought. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 1077–1088.
- Heimann, M. und C. Weber, 1999. Überblick über den globalen Kohlenstoffkreislauf. In M. Heimann, C. Weber, J. C. Duinker, A. Körtzinger, L. Mintrop, N. Buchmann, E.-D. Schulze, M. Hein, A. Bondeau, W. Cramer, M. Lindner und G. Esser (Hg.), *Natürliche Senken und Quellen des atmosphärischen Kohlendioxids: Stand des Wissens und Optionen des Handelns.*, Report No, 287. Max-Planck-Institut für Meteorologie.
- Hellgren, O. und T. Ingestad, 1996. A comparison between methods used to control nutrient supply. *Journal Of Experimental Botany*, **47**, 117–122.
- Hocking, P. und C. Meyer, 1985. Responses of Noogoora burr (*Xanthium occidentale* BERTOL.) to nitrogen supply and carbon dioxide enrichment. *Annals of Botany*, **55**, 835–844.
- Hocking, P. J. und C. P. Meyer, 1991. Effects of CO₂ enrichment and nitrogen stress on growth and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. *Australian Journal of Plant Physiology*, **18**, 339–356.
- Hoff, T., H.-N. Truong und M. Caboche, 1994. The use of mutants and transgenic plants to study nitrate metabolism. *Plant, Cell and Environment*, **17**, 486–506.
- Hoffmann-Thoma, G., A. van Bel und K. Ehlers, 2000. Ultrastructure of minor-vein phloem and assimilate export in summer and winter leaves of the symplasmically loading evergreens *Ajuga reptans* L., *Aucuba japonica* TUNB., and *Hedera helix* L.. *Planta*, **212**, 231–242.
- Hoffstadt, J., 2000. *Ein mechanistisches Stomatamodell für ökologische Fragestellungen*. Dissertation, Universität Gießen, Gießen, veröffentlicht in der Elektronischen Bibliothek der Universität Gießen: <http://bibd.uni-giessen.de/ghm/2001/uni/d010001.htm>.
- Hollemann, A. F. und N. Wiberg, 1995. *Lehrbuch der Anorganischen Chemie*. Walter de Gruyter, Berlin New York, 101. Aufl.
- Howitt, S. M. und M. K. Udvardi, 2000. Structure, function and regulation of ammonium transporters in plants. *Biochimica et Biophysica Acta-Biomembranes*, S. 152–170.
- Hungate, B. A., P. Dijkstra, D. W. Johnson, C. R. Hinkle und B. G. Drake, 1999. Elevated CO₂ increases nitrogen fixation and decreases soil nitrogen mineralization in Florida scrub oak. *Global Change Biology*, **5**, 781–789.
- Hunt, R., D. Hand, M. Hannah und A. Neal, 1991. Response to CO₂ enrichment in 27 herbaceous species. *Functional Ecology*, **5**, 410–421.

- Indermühle, A., T. F. Stocker, F. Joss, H. Fischer, H. J. Smithe, M. Wahlen, B. Deck, D. Mastroianni, J. Tschumi, T. Blinier, R. Meyer und B. Stauffer, 1999. Holocene carbon-cycle dynamics based on CO₂ trapped in ice at Taylor Dome, Antarctica. *Nature*, **398**, 121–126.
- Ingestad, T., 1971. The concept of nutrient requirements in plants. In *Colloquium on Plant Analysis and Fertilizer Problems, 6th, Tel-Aviv, 1970. Recent Advances in Plant Nutrition.*, **2**, 633–641.
- Ingestad, T., 1982. Relative Addition rate and external concentration: Driving variables used in plant nutrition research. *Plant Cell and Environment*, **5**, 443–453.
- Ingestad, T., 1997. A shift of paradigm is needed in plant science. *Physiologia Plantarum*, **101**, 446–450.
- Ingestad, T. und G. Ågren, 1988. Nutrient uptake and allocation at steady-state nutrition. *Physiologia Plantarum*, **72**, 450–459.
- Ingestad, T. und G. I. Ågren, 1995. Plant nutrition and growth: Basic principles. *Plant And Soil*, **168-169**, 15–20.
- Ingestad, T., A. S. Arveby und M. Kahr, 1986. The influence of ectomycorrhiza on nitrogen nutrition and growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *Physiologia Plantarum*, **68**, 575–582.
- Ingestad, T. und A.-B. Lund, 1986. Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants. *Scand. J. For. Res.*, **1**, 439–453.
- IPCC, 2000a. Land Use, Land Use Change, and Forestry. A Special Report of the IPCC. R. T. Watson, I. R. Noble, B. Bolin, N. H. Ravindranath, D. J. Verardo and D. J. Dokken [Hg]. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IPCC, 2000b. Special Report on Emission Szenarios. A Special Report of Working Group III of the IPCC. N. Nakićenović, J. Alcamo, G. Davis, B. de Vries, J. Fenhann, S. Gaffin, K. Gregory, A. Grübler, T. Yong Jung, T. Kram, E.L. La Rovere, L. Michaelis, S. Mori, T. Morita, W. Pepper, H. Pitcher, L. Price, K. Riahi, A. Roehrl, H.-H. Rogner, A. Sankovski, M. Schlesinger, P. Shukla, S. Smith, R. Swart, S. van Rooijen, N. Victor and Z. Dadi [Hg]. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IPCC, 2001. The Carbon Cycle and atmospheric carbon dioxide. In J. T. Houghton, Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell und C. A. Johnson (Hg.), *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ito, A. und T. Oikawa, 2000. A model analysis of the relationship between climate perturbations and carbon anomalies in global terrestrial ecosystems: 1970 to 1997. *Climate Research*, **15**, 161–183.
- Jackson, R. B. und H. L. Reynolds, 1996. Nitrate and ammonium uptake for single- and mixed-species communities grown at elevated CO₂. *Oecologia*, **105**, 74–80.
- Jarvis, P. G., 1976. The interpretation of the leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **273**, 593–610.
- Johnson, D. C. und W. R. LaCourse, 1990. Liquid chromatography with pulsed amperometric detection at gold and platinum electrodes. *Anal. of Chemistry*, **62**, 589–597.

- Johnson, D. W., R. B. Thomas, K. L. Griffin, D. T. Tissue, J. T. Ball, B. R. Strain und R. F. Walker, 1998. Effects of carbon dioxide and nitrogen on growth and nitrogen uptake in ponderosa and loblolly pine. *Journal of Environmental Quality*, **45**, 414–425.
- Johnson, I. R., 1985. A model of the partitioning of growth between the shoots and the roots of vegetative plants. *Annals of Botany*, **55**, 421–431.
- Joos, F., M. Bruno, U. Siegenthaler et al., 1996. An efficient and accurate representation of complex oceanic and biosphere models of anthropogenic carbon uptake. *Tellus*, **48B**, 397–417.
- Kaduk, J., 1996. *Simulation der Kohlenstoffdynamik der globalen Landbiosphäre mit SILVAN - Modellbeschreibung und Ergebnisse*. Dissertation, Universität Hamburg.
- Kattge, J., 1996. *Charakterisierung des Wasserhaushaltes von Wildkräutern mit unterschiedlichen CO₂-Fixierungsmechanismen unter erhöhten CO₂-Konzentrationen*. Diplomarbeit, Institut für Pflanzenökologie der Universität Gießen; veröffentlicht in der Elektronischen Bibliothek der Universität Gießen: <http://bibd.uni-giessen.de/ghm/2001/uni/dp010001.htm>.
- Keeling, C. D. und T. P. Whorf, 2000. Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. In *Trends: A compendium of data on global change*. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tenn., USA.
- Keeling, R. F., S. C. Piper und M. Heimann, 1996. Global and hemispheric CO₂ sinks deduced from changes in atmospheric O₂ concentration. *Nature*, **384**, 218–221.
- Kicklighter, D. W., M. Bruno, S. Dönges, G. Esser, M. Heimann, J. Helfrich, F. Ift, F. Joos, J. Kaduk, G. H. Kohlmaier, A. D. McGuire, J. M. Melillo, R. Meyer, B. Moorelli, A. Nadler, I. C. Prentice, W. Sauf, A. L. Schloss, S. Sitch und U. Wittenberg, 1999. A first order analysis of the potential role of CO₂ fertilization to affect the global carbon budget: a comparison of four terrestrial biosphere models. *Tellus*, **51B**, 343–366.
- Kindermann, L., J. Lüdeke, M. Badeck und G. H. Kohlmaier, 1993. Structure of a global carbon exchange model for the terrestrial biosphere: the Frankfurt Biosphere Model (FBM). *Water Air Soil Pollution*, **70**, 675–684.
- King, J., R. Thomas und B. Strain, 1996. Growth and carbon accumulation in root systems of *Pinus taeda* and *Pinus ponderosa* seedlings as affected by varying carbon dioxide, temperature and nitrogen. *Tree Physiology*, **16**, 635–642.
- Kinsman, E. A., 1997. Elevated CO₂ stimulates cells to divide in grass meristems: a differential effect in two natural populations of *Dactylis glomerata*. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 1309–1316.
- Kirschbaum, M. U., B. E. Medlyn, D. A. King, S. Pongracic, D. Murty, R. E. McMurtrie, H. Keith, P. K. Khanna, P. Snowdon und R. J. Daison, 1998. Modelling forest-growth response to increasing CO₂ concentration in relation to various factors affecting nutrient supply. *Global Change Biology*, **4**, 23–41.
- Kirschbaum, M. U. F., D. A. King, H. N. Comins, R. E. McMurtrie, B. E. Medlyn, S. Pongracic, D. Murty, H. Keith, R. J. Raison, P. K. Khanna und D. W. Sheriff, 1994. Modelling forest response to increasing CO₂ concentration under nutrient-limited conditions. *Plant Cell and Environment*, **17**, 1081–1099.

- Klein, D., R. Morcuende, M. Stitt und A. Krapp, 2000. Regulation of nitrate reductase in leaves by nitrate and nitrogen metabolism is completely overridden when sugars fall below a critical level. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 863–871.
- Knorr, W. und M. Heimann, 1995. Impact of drought stress and other factors on seasonal land biosphere CO₂ exchange studied through an atmospheric tracer transport model. *Tellus Ser. B*, **47**, 471–489.
- Köhler, W., G. Schachtel und P. Voleske, 1996. *Biostatistik*. Springer Verlag.
- Körner, C., 2000. Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications*, **10**, 1590–1619.
- Körner, C., M. Diemer, B. Schappi, P. Niklaus und J. Arnone, 1997. The responses of alpine grassland to four seasons of CO₂ enrichment: a synthesis. *Acta Oecologica International Journal Of Ecology*, **18**, 165–175.
- Körner, C. und F. Miglietta, 1994. Long term effects of naturally elevated CO₂ on mediterranean grassland and forest trees. *Oecologia*, **99**, 343–351.
- Körner, C., S. Pelaez-Riedel und A. J. E. van Bel, 1995. CO₂ responsiveness of plants: a possible link to phloem loading. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 595–600.
- Körner, C. und U. Reinhardt, 1987. Dry matter partitioning and root length/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia*, **74**, 411–418.
- Larcher, W., 1994. *Ökophysiologie der Pflanzen*. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart.
- Lea, P., 1997. Primary nitrogen metabolism. In P. M. Dey und J. B. Harborne (Hg.), *Plant Biochemistry*, S. 273–306. Academic Press.
- Lea-Cox, J. D. und J. P. Syvertsen, 1996. How nitrogen supply affects growth and nitrogen uptake, use efficiency, and loss from Citrus seedlings. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **121**, 105–114.
- Leegood, R. C., 1996. Primary photosynthate production: Physiology and metabolism. In E. Zamski und A. A. Schaffer (Hg.), *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops*, S. 21–41. Marcel Dekker, New York.
- Lemoine, R., 2000. Sucrose transporters in plants: update on function and structure. *Biochimica et Biophysica acta*, **1465**, 246–262.
- Leonardos, E. D. und B. Grodzinski, 2000. Photosynthesis, immediate export and carbon partitioning in source leaves of a C₃, C₃-C₄ intermediate, and C₄ Panicum and Flaveria species at ambient and elevated CO₂ levels. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 839–851.
- Libbert, E., 1987. *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Lin, Y., C. F. Hwang, J. B. Brown und C. L. Cheng, 1994. 5' proximal regions of Arabidopsis nitrate reductase genes direct nitrate induced transcription in transgenic tobacco. *Plant Physiology*, **106**, 477–484.

- Lloyd, J., 1999. The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated CO₂ concentrations and their interaction with soil nutrient status, II. Temperate and boreal forest productivity and the combined effects of increasing CO₂ concentrations and increased nitrogen deposition at a global scale. *Functional Ecology*, **13**, 439–459.
- Lodge, R. J., P. Dijkstra, B. G. Drake und J. I. L. Morison, 2001. Stomatal acclimation to increased CO₂ concentration in a Florida scrub oak species *Quercus myrtifolia* WILLD. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 77–88.
- Louis, J. D., J. J. Irigoyen und M. Sanchez-Diaz, 1999. Elevated CO₂ enhances plant growth in droughted N₂ fixing alfalfa without improving water stress. *Physiologia Plantarum*, **107**, 84–89.
- Luscher, A., U. A. Hartwig, D. Suter und J. Nosberger, 2000. Direct evidence that symbiotic N₂ fixation in fertile grassland is an important trait for a strong response of plants to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, **6**, 655–662.
- Lutze, J., 1998. Elevated atmospheric CO₂ promotes frost damage in evergreen tree species. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 631–635.
- Lutze, J. L. und R. M. Gifford, 1998. Acquisition and allocation of carbon and nitrogen by *Danthonia richardsonii* in response to restricted nitrogen supply and CO₂ enrichment. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 1133–1141.
- MacRobbie, E., 1987. Ionic relations of guard cells. In *Stomatal Function*, S. 125–162. Stanford University Press, Stanford California.
- Madsen, E., 1973. Effect of CO₂ concentration on the morphological, histological and cytological changes in tomato plants. *Acta Agric. Scand.*, **23**, 241–246.
- Maillard, P., J.-M. Guehl, J.-F. Muller und P. Gross, 2001. Interactive effects of elevated CO₂ concentration and nitrogen supply on partitioning of newly fixed ¹³C and ¹⁵N between shoot and roots of pedunculate oak seedlings (*Quercus robur* L.). *Tree Physiology*, **21**, 163–172.
- Makino, A., M. Harada, T. Sato, H. Nakano und T. Mae, 1997. Growth and N allocation in rice plants under CO₂ enrichment. *Plant Physiology*, **115**, 199–203.
- Makino, A. und T. Mae, 1999. Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO₂. *Plant And Cell Physiology*, **40**, 999–1006.
- Maroco, J., G. Edwards und M. Ku, 1999. Photosynthetic acclimation of maize to growth under elevated levels of carbon dioxide. *Planta*, **210**, 115–125.
- Marriott, D., C. M. Stirling und J. Farrar, 2001. Constraints to growth of annual nettle (*Urtica urens*) in an elevated CO₂ atmosphere: Decreased leaf area ratio and tissue N cannot be explained by ontogenetic drift or mineral N supply. *Physiologia Plantarum*, **111**, 23–32.
- Marschner, H., 1995. *Mineral Nutrition of higher Plants*. Academic Press Cambridge, 2. Aufl.
- Martinez-Carrasco, R., 1993. Effect of sink size on photosynthesis and carbohydrate content of leaves of three spring wheat varieties. *Physiologia Plantarum*, **89**, 453–459.

- Matamala, R. und B. Drake, 1999. The influence of atmospheric CO₂ enrichment on plant-soil nitrogen interactions in a wetland plant community on the Chesapeake Bay. *Plant And Soil*, **210**, 93–101.
- Matson, P. A., W. H. McDowell, A. R. Townsend und P. M. Vitousek, 1999. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry*, **46**, 67–83.
- Matt, P., M. Geiger, P. Walch-Liu, C. Engels, A. Krapp und M. Stitt, 2001. The immediate cause of the diurnal changes of nitrogen metabolism in leaves of nitrate-replete tobacco: a major imbalance between the rate of nitrate uptake and ammonium metabolism during the first part of the light period. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 177–190.
- Mayeux, H. S., H. B. Johnson, H. W. Polley und S. R. Malone, 1997. Yield of wheat across a subambient carbon dioxide gradient. *Global Change Biology*, **3**, 269–278.
- McDowell, N. G., J. D. Marshall, J. Qi und K. Mattson, 1999. Direct inhibition of maintenance respiration in western hemlock roots exposed to ambient soil carbon dioxide concentrations. *Tree physiology*, **19**, 599–605.
- McGuire, A. D., J. M. Mellilo und L. A. Joyce, 1995. The role of nitrogen in the response of forest net primary production to elevated atmospheric carbon dioxide. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **26**, 473–503.
- McMurtrie, R. E., R. C. Dewar, B. E. Medlyn und M. P. Jeffreys, 2000. Effects of elevated [CO₂] on forest growth and carbon storage: a modelling analysis of the consequences of changes in litter quality/quantity and root exudation. *Plant and Soil*, **224**, 135–152.
- Medlyn, B. E., F. W. Badeck, D. G. G. D. Pury, C. V. M. Barton, M. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. D. Angelis, M. Forstreuter, M. E. Jach, S. Kellomäki, E. Laitat, M. Marek, S. Philippot, A. Rey, J. Strassmeyer, K. Laitinen, R. Liozon, B. Portier, P. Roberntz, K. Wang und P. G. Jstbid, 1999. Effects of elevated CO₂ on photosynthesis in european forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 1475–1495.
- Medlyn, B. E., C. V. M. Barton, M. S. J. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. DeAngelis, M. Forstreuter, M. Freeman, S. B. Jackson, S. Kellomäki, E. Laitat, A. Rey, P. Roberntz, B. D. Sigurdsson, J. Strassmeyer, K. Wang, P. S. Curtis und P. G. Jarvis, 2001. Stomatal Conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytologist*, **149**, 247–264.
- Melillo, J. M., T. V. Callaghan, F. I. Woodward, E. Salati und S. K. Sinha, 1991. Effect on ecosystems. In J. T. Houghton, G. J. Jenkins und J. J. Ephraums (Hg.), *Climate Change, the IPCC Scientific Assessment.*, S. 282–310. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mengel, K., 1991. *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanzen*. Gustaf Fischer Verlag Jena, 7. Aufl.
- Mery, S. F., M. Thibaud, T. Betsche, M. Valadier und C. Foyer, 1997. Modulation of carbon and nitrogen metabolism, and of nitrate reductase, in untransformed and transformed *Nicotiana plumbaginifolia* during CO₂ enrichment of plants grown in pots and in hydroponic culture. *Planta*, **202**, 510–521.

- Mielnick, P. C., W. A. Dugas, H. B. Johnson, H. W. Polley und J. Sanabria, 2001. Net grassland carbon flux over a subambient to superambient CO₂ gradient. *Global Change Biology*, **7**, 747–754.
- Miglietta, F., V. Magliulo, M. Bindi, L. Cerio, F. P. Vaccari, V. Loduca und A. Peressotti, 1998. Free air enrichment of potato: development, growth and yield. *Global Change Biology*, **4**, 163–172.
- Mikan, C., D. R. Zak, Kubiske und K. S. Pregitzer, 2000. Combined effects of atmospheric CO₂ and N availability on the belowground carbon and nitrogen dynamics of aspen mesocosms. *Oecologia*, **124**, 432–445.
- Mitchell, K., P. Bolstad und J. Vose, 1999. Interspecific and environmentally induced variation in foliar dark respiration among eighteen southeastern deciduous tree species. *Tree Physiology*, **19**, 861–870.
- Mitchell, R., G. Runion, S. Prior, H. Rogers, J. Amthor und F. Henning, 1995. Effects of nitrogen on *Pinus palustris* foliar respiratory responses to elevated atmospheric CO₂ concentration. *Journal Of Experimental Botany*, **46**, 1561–1567.
- Mooney, H. A., J. Canadell, F. S. Chapin, J. Ehleringer, C. Körner, R. McMurtrie, W. J. Parton, L. Pitelka und E.-D. Schulze, 1999. Ecosystem physiology responses to global change. In B. H. Walker, W. L. Steffen, J. Candell und J. S. Ingram (Hg.), *The terrestrial biosphere: Global Change implications for natural and managed ecosystems*, S. 141–189. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mooney, H. A., B. G. Drake, R. J. Luxmoore, W. C. Oechel und Pitelka, 1991. Predicting Ecosystem responses to elevated CO₂ concentrations. *Biological Science*, **41**, 96–104.
- Moore, B., S. Cheng, J. Rice und J. R. Seemann, 1998. Sucrose cycling, Rubisco expression, and prediction of photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO₂. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 905–915.
- Morison, J. und R. Gifford, 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. *Plant Physiology*, **71**, 189–796.
- Morison, J. und R. Gifford, 1984. Plant growth and water use with limited water supply in high CO₂ concentrations I. Leaf area, water use and transpiration. *Australian Journal of Plant Physiology*, **11**, 361–374.
- Morison, J. L., 1987. *Stomatal Function*, Kap. Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂., S. 229–251. Stanford University Press.
- Muller, C., W. R. Scheible, M. Stitt und A. Krapp, 2001. Influence of malate and 2-oxoglutarate on the NIA transcript level and nitrate reductase activity in tobacco leaves. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 191–203.
- Murray, M., R. I. Smith, A. Friend und P. G. Jarvis, 2000. Effect of elevated CO₂ and varying nutrient application rates on physiology and biomass accumulation of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree physiology*, **20**, 421–434.
- Nakano, H., A. Makino und T. Mae, 1997. The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiology*, **115**, 191–198.

- Navarro-Gonzalez, R., C. McKay und D. Mvondo, 2001. A possible nitrogen crisis for Archaean life due to reduced nitrogen fixation by lightning. *Nature*, **412**, 61–64.
- Newbery, R. M., J. Wolfenden, T. A. Mansfield und A. F. Harrison, 1995. Nitrogen, phosphorus and potassium uptake and demand in *Agrostis capillaris*: The influence of elevated CO₂ and nutrient supply. *New Phytologist*, **130**, 565–574.
- Norby, R. J. und E. G. O'Neill, 1991. Leaf area compensation and nutrient interactions in CO₂-enriched seedlings of yellow-poplar *Liriodendron tulipifera*. *New Phytologist*, **117**, 515–528.
- Norby, R. J., E. G. O'Neill und R. J. Luxmoore, 1986a. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil. *Plant Physiol.*, **82**, 83–89.
- Norby, R. J., J. Pastor und J. M. Melillo, 1986b. Carbon-nitrogen interactions in CO₂-enriched white oak: physiological and long-term perspectives. *Tree Physiology*, **2**, 233–241.
- Oberbauer, S., B. Strain und N. Fetcher, 1985. Effect of CO₂-enrichment on seedling physiology and growth of two tropical tree species. *Physiologia Plantarum*, **65**, 352–356.
- Olsen, C., 1950. The significance of concentration for the rate of ion absorption by higher plants in water culture. *Physiol. Plant.*, **3**, 152–164.
- Osborne, C., J. LaRoche, R. Garcia, B. Kimball, G. Wall, P. Pinter, R. LaMorte, G. Hendrey und S. Long, 1998. Does leaf position within a canopy affect acclimation of photosynthesis to elevated CO₂? Analysis of a wheat crop under free-air CO₂ enrichment. *Plant Physiology*, **117**, 1037–1045.
- Paoletti, E. und A. Raschi, 1998. Modifications of the leaf surface structures of *Quercus ilex* L. in open, naturally CO₂-enriched environments. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 1071–1075.
- Paskach, T. J., H.-P. Lieker, P. Reilly und K. Thielecke, 1991. High-Performance anion-exchange chromatography of sugars and sugar alcohols on quaternary ammonium resins under alkaline conditions. *Carbohydrate Research*, **215**, 1–14.
- Paul, M. und S. Driscoll, 1997. Sugar repression of photosynthesis: The role of carbohydrates in signalling nitrogen deficiency through source:sink imbalance. *Plant Cell And Environment*, **20**, 110–116.
- Pearson, P. N. und M. R. Palmer, 2000. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature*, **406**, 695–699.
- Pego, J. V., A. J. Kortstee, C. Huijser und S. C. M. Smeekeens, 2000. Photosynthesis, sugars and the regulation of gene expression. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 407–416.
- Peisker, M., I. Ticha und J. Catsky, 1981. Ontogenetic changes in the internal limitations to bean-leaf photosynthesis. 7. Interpretations of the linear correlation between CO₂ compensation concentration and CO₂ evolution in darkness. *Photosynthetica*, **15**, 161–168.
- Penuelas, J., 1997. Effects of long-term atmospheric CO₂ enrichment on the mineral concentration of *Citrus aurantium* leaves. *New Phyt.*, **135**, 439–444.

- Penuelas, J., I. Filella und R. Tognetti, 2001. Leaf mineral concentrations of *Erica arborea*, *Juniperus communis* und *Myrtus communis* growing in the proximity of a natural CO₂ spring. *Global Change Biology*, **7**, 291.
- Penuelas, J. und R. Matamala, 1990. Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of CO₂ increase. *J Exp Bot*, **230**, 1119–1124.
- Peterson, A., J. Ball, Y. Luo, C. Field, P. Reich, P. Curtis, K. Griffin, C. Gunderson, R. Norby, D. Tissue, M. Forstreuter, A. Rey und C. Vogel, 1999. The photosynthesis leaf nitrogen relationship at ambient and elevated atmospheric carbon dioxide: a meta-analysis. *Global Change Biology*, **5**, 331–346.
- Petit, J. R., J. Jouzel, N. I. Barkov, J. M. Barnola, I. Basile, M. Bender, J. Chappellaz, M. Davis, G. Delaygue, M. Delmotte, V. M. Kotlyakov, M. Legrand, V. Y. Lipenkov, C. Lorius, L. Pepin, C. Ritz, E. Saltzman und M. Stievenard, 1999. Climate and atmospheric history of the past 420 000 years from the Vostok ice core in Antarctica. *Nature*, **399**, 429–436.
- Pettersson, R., A. J. S. McDonald und I. Stadenberg, 1993. Response of small birch plants (*Betula pendula* ROTH.) to elevated CO₂ and nitrogen supply. *Plant Cell and Environment*, **16**, 1115–1121.
- Polle, A., I. McKee und L. Blaschke, 2001. Altered physiological and growth responses to elevated CO₂ in offspring from holm oak (*Quercus ilex* L.) mother trees with lifetime exposure to naturally elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 1075–1083.
- Poole, I., T. Lawson, J. Weyers und J. Raven, 2000. Effects of elevated CO₂ on the stomatal distribution and leaf physiology of *Alnus glutinosa*. *New Phytologist*, **145**, 511–521.
- Poorter, H., Y. VanBerkel, R. Baxter, J. Den Hertog, P. Dijkstra, R. Gifford, K. Griffin, C. Roumet, J. Roy und S. Wong, 1997. The effect of elevated CO₂ on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C₃ species. *Plant Cell And Environment*, **20**, 472–482.
- Pregitzer, K. S., D. R. Zak, Maziasz, J. DeForest, P. S. Curtis und J. Lussenhop, 2000. Interactive effects of atmospheric CO₂ and soil-N availability on fine roots of *Populus tremuloides*. *Ecological Applications*, **10**, 18–33.
- Prentice, C., G. D. Farquhar, M. J. R. Fasham, M. L. Goulden, M. Heimann, H. S. Kheshgi, C. L. Quere, R. J. Scholes und D. W. R. Wallace, 2001. The Carbon Cycle and atmospheric carbon dioxide. In J. T. Houghton et al. (Hg.), *Climate Change 2001: The Scientific Basis*, S. 183–238. Cambridge University Press.
- Purvis, A., D. Peters und R. Hageman, 1974. Effect of carbon dioxide on nitrate accumulation and nitrate reductase induction in corn seedlings. *Plant Physiology*, **53**, 934–941.
- Quispel, A. (Hg.), 1974. *The biology of nitrogen fixation*. Amsterdam-Oxford-New York.
- Radoglou, K. und P. G. Jarvis, 1990. Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones. II Leaf surface properties. *Annals of Botany*, **65**, 627–632.
- Raich, J. W. und W. H. Schlesinger, 1992. The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, **44**, 81–99.

- Rastetter, E. B., M. G. Ryan, G. R. Shaver, J. M. Melillo, K. J. Nadelhoffer, J. E. Hobbie und J. D. Aber, 1991. A general biogeochemical model describing the responses of the C and N cycles in terrestrial ecosystems to changes in CO₂, climate, and N deposition. *Tree Physiology*, **9**, 101–126.
- Reddy, A. R., K. R. Reddy, R. Padjung und H. F. Hodges, 1996. Nitrogen nutrition and photosynthesis in leaves of Pima cotton. *Journal of Plant Nutrition*, **19**, 755–770.
- Reddy, K. R., R. R. Robana, H. F. Hodges, X. J. Liu und J. M. McKinion, 1998. Interactions of CO₂ enrichment and temperature on cotton growth and leaf characteristics. *Environmental and Experimental Botany*, **39**, 117–129.
- Reddy, V. R., B. Acock und M. C. Acock, 1989. Seasonal carbon and nitrogen accumulation in relation to net carbon dioxide exchange in a carbon dioxide-enriched soybean canopy. *Agron J*, **81**, 78–83.
- Reekie, E. G. und F. A. Bazzaz, 1989. Competition and patterns of resource use among seedlings of five tropical trees grown at ambient and elevated CO₂. *Oecologia*, **79**, 212–222.
- Reich, P., J. Oleksyn und M. Tjoelker, 1996. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots Pine populations from a broad latitudinal range: A common garden test with field-grown trees. *Functional Ecology*, **10**, 768–776.
- Reich, P., M. Walters, M. Tjoelker, D. Vanderklein und C. Buschena, 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, **12**, 395–405.
- Rey, A. und P. Jarvis, 1998. Long-term photosynthetic acclimation to increased atmospheric CO₂ concentration in young birch (*Betula pendula*) trees. *Tree Physiology*, **18**, 441–450.
- Reynolds, J. F. und J. H. M. Thornley, 1982. A shoot:root partitioning model. *Annals of Botany*, **49**, 585–597.
- Riviere-Rolland, H., P. Conrad und T. Betsche, 1996. Adaptation of pea to elevated atmospheric CO₂: Rubisco, PEP carboxylase and chloroplast phosphat translocator at different levels of nitrogen and phosphate nutrition. *Plant, Cell and Environment*, **19**, 109–117.
- Roberntz, P. und J. Stockfors, 1998. Effects of elevated CO₂ concentration and nutrition on net photosynthesis, stomatal conductance and needle respiration of field-grown Norway spruce trees. *Tree Physiology*, **18**, 233–241.
- Robinson, D., 1986. Compensatory changes in the partitioning of dry matter in relation to nitrogen uptake. *Annals of botany*, **58**, 749–752.
- Robinson, J. M., 1994. Speculations on Carbon-Dioxide starvation, late tertiary evolution of stomatal regulation and floristic modernisation. *Plant, Cell and Environment*, **17**, 345–354.
- Rogers, G. S., P. J. Milham, M. C. Thibaud und J. P. Conroy, 1996. Interactions between rising CO₂ concentration and nitrogen supply in cotton. I. Growth and leaf nitrogen concentration. *Australian Journal of Plant Physiology*, **23**, 119–125.

- Rogers, H. H. und G. B. Runion, 1994. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environmental Pollution*, **83**, 155–189.
- Roumet, C., G. Laurent und J. Roy, 1999. Leaf structure and chemical composition as affected by elevated CO₂: genotypic responses of two perennial grasses. *New Phytologist*, **143**, 73–81.
- Runion, G., J. Entry, S. Prior, R. Mitchell und H. Rogers, 1999a. Tissue chemistry and carbon allocation in seedlings of *Pinus palustris* subjected to elevated atmospheric CO₂ and water stress. *Tree Physiology*, **19**, 329–335.
- Runion, G., R. Mitchell, T. Green, S. Prior, H. Rogers und D. Gjerstad, 1999b. Longleaf pine photosynthetic response to soil resource availability and elevated atmospheric carbon dioxide. *Journal Of Environmental Quality*, **28**, 880–887.
- Ryan, M. G., 1995. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 765–772.
- Ryan, M. G., R. M. Hubbard, S. Pongracic, R. J. Raison und R. E. McMurtrie, 1996. Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration of *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, **16**, 333–343.
- Saebo, A. und L. M. Mortensen, 1998. Influence of atmospheric CO₂ concentration in common weeds in Scandinavian agriculture. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science*, **48**, 138–143.
- Sage, R. F., T. D. Sharkey und J. R. Seemann, 1989. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiology*, **89**, 590–596.
- Sage, R. W., 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. *Photosynthesis Research*, **39**, 351–368.
- Sakakibara, H., M. Suzuki, M. Takei, M. Taniguchi und T. Sugiyama, 1998. A response-regulator homolog possibly involved in nitrogen signal transduction mediated by cytokinin in maize. *Plant Journal*, **14**, 337–344.
- Sands, P. und P. Smethurst, 1995. Modelling nitrogen uptake in ingested units using Michaelis-Menten kinetics. *Australian Journal Of Plant Physiology*, **22**, 823–831.
- Santrucek, J. und R. F. Sage, 1996. Acclimation of stomatal conductance to a CO₂-enriched atmosphere and elevated temperature in *Chenopodium album*. *Aust. J. Plant Physiol.*, **23**, 467–478.
- Scheffer, F., P. Schachtschabel, H. P. Blume, G. Brümmer, K. H. Hartge, U. Schwertmann, W. R. Fischer, M. Renger und O. Strebel, 1992. *Lehrbuch der Bodenkunde*. Ferdinand Enke Verlag Stuttgart.
- Scheible, W., A. Gonzales-Fontes, M. Laurere, B. Müller-Röber, M. Caboche und M. Stitt, 1997a. Nitrate acts as a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco. *Plant Cell*, **9**, 783–798.
- Scheible, W., A. Krapp und M. Stitt, 2000. Reciprocal diurnal changes of phosphoenolpyruvate carboxylase expression and cytosolic pyruvate kinase, citrate synthase and NADP-isocitrate dehydrogenase expression regulate organic acid metabolism during nitrate assimilation in tobacco leaves. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 1155–1167.

- Scheible, W., M. Lauerer, E.-D. Schulze, M. Caboche und M. Stitt, 1997b. Accumulation of nitrate in the shoot acts as signal to regulate shoot-root allocation in tobacco. *Plant Journal*, **11**, 671–691.
- Schenk, U., R. Manderscheid, J. Hugen und H. J. Weigel, 1995. Effects of CO₂ enrichment and intraspecific competition on biomass partitioning, nitrogen content and microbial biomass carbon in soil of perennial ryegrass and white clover. *Journal of Experimental Botany*, **46**, 987–993.
- Schimel, D., I. Enting, M. Heimann, T. Wigley, D. Raynaud, D. Alves und U. Siegenthaler, 1995. The global carbon cycle. In J. Houghton (Hg.), *Climate Change 1994: Radiative Forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios*, S. 35–71. Cambridge University Press.
- Schortemeyer, M., O. Atkin, N. McFarlane und J. Evans, 1999. The impact of elevated CO₂ and nitrate supply on growth, biomass allocation, nitrogen partitioning and N₂ fixation of *Acacia melanoxylon*. *Australian Journal of Plant Physiology*, **26**, 737–747.
- Schulze, E.-D., F. Kelliher, C. Körner, J. Loyd und R. Leuning, 1994. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling experiment. *Annu. Rev. Syst.*, **25**, 629–660.
- Schulze, W., M. Stitt, E. D. Schulze, H. E. Neuhaus und K. Fichtner, 1991. A quantification of the significance of assimilatory starch for growth of *Arabidopsis thaliana* L. HEYNH. *Plant Physiol.*, **95**, 890–895.
- Serraj, R., T. R. Sinclair und C. H. Allen, 1998. Soybean nodulation and N₂ fixation response to drought under carbon dioxide enrichment. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 491–500.
- Sgherri, C. L. M., M. F. Quartacci, M. Menonci, A. Raschi und F. Navari-Izzo, 1998. Interactions between drought and elevated CO₂ on alfalfa plants. *Journal of Plant Physiology*, **152**, 118–124.
- Siegenthaler, U., H. Friedli, H. Loetscher, E. Moor, A. Neftel, H. Oeschger und B. Stauffer, 1988. Stable-isotope ratios and concentration of CO₂ in air from polar ice cores. *Annals in Glaciology*, **10**, 1–6.
- Simpson, E., 1981. Measurement of protein degradation in leaves of *Zea mays* using [³H] acetic anhydrid and tritiated water. *Plant Physiology*, **67**, 1214–1219.
- Sims, D., J. Seemann und Y. Luo, 1998. Elevated CO₂ concentration has independent effects on expansion rates and thickness of soybean leaves across light and nitrogen gradients. *Journal Of Experimental Botany*, **49**, 583–591.
- Smart, D. R., N. J. Chatterton und B. Bugbee, 1994. The influence of elevated CO₂ on non-structural carbohydrate distribution and fructan accumulation in wheat canopies. *Plant, Cell and Environment*, **17**, 435–442.
- Sritharan, R., H. Caspari und F. Lenz, 1992. Influence of CO₂ enrichment and phosphorus supply on growth, carbohydrates and nitrate utilization of Kohlrabi plants. *Gartenbauwirtschaft*, **57**, 246–251.
- Steubing, L. und A. Fangmeier, 1992. *Pflanzenökologisches Praktikum*. Verlag Eugen Ulmer.

- Stitt, M., 1991. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment*, **14**, 741–762.
- Stitt, M. und R. Feil, 1999. Lateral root frequency decreases when nitrate accumulates in tobacco transformants with low nitrate reductase activity: consequences for the regulation of biomass partitioning between shoots and root. *Plant and Soil*, **215**, 143–153.
- Stitt, M. und A. Krapp, 1999. The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: The physiological and molecular background. *Plant Cell And Environment*, **22**, 583–621.
- Swaraj, K., S. Sheokand, M. Fernandez-Pascual und M. de Felipe, 2001. Dark-induced changes in legume nodule functioning. *Australian Journal of Plant Physiology*, **28**, 429–438.
- Taiz, L. und E. Zeiger, 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin Cummings Publishing Company, Redwood City, CA, USA.
- Talbott, L. D., A. Srivastava und E. Zeiger, 1996. Stomata from growth-chamber-grown *Vicia faba* have an enhanced sensitivity to CO₂. *Plant, Cell and Environment*, **19**, 1188–1194.
- Taylor, J. A. und J. Lloyd, 1992. Sources and sinks of atmospheric CO₂. *Australian Journal of Botany*, **40**, 407–418.
- Theobald, J., R. Mitchell, M. A. J. Parry und D. W. Lawlor, 1998. Estimating the excess investment in Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO₂. *Plant Physiol.*, **118**, 945–955.
- Thompson, M., J. Randerson, C. Malmstrom und C. Field, 1996. Change in net primary production and heterotrophic respiration: How much is necessary to sustain the terrestrial carbon sink? *Global Biogeochemical Cycles*, **10**, 711–726.
- Thornley, J., 1996. Modelling water in crops and plant ecosystems. *Annals Of Botany*, **77**, 261–275.
- Thornley, J., 1998. Modelling shoot:root relations: The only way forward? *Annals Of Botany*, **81**, 165–171.
- Tissue, D., K. Griffin und J. Ball, 1999. Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO₂. *Tree Physiology*, **19**, 221–228.
- Tissue, D. T., R. B. Thomas und B. R. Strain, 1993. Long-term effects of elevated CO₂ and nutrients on photosynthesis and rubisco in loblolly pine seedlings. *Plant, Cell and Environment*, **16**, 859–865.
- Tissue, D. T., R. B. Thomas und B. R. Strain, 1997. Atmospheric CO₂ enrichment increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*: a 4 year experiment in the field. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 1123–1134.
- Tjoelker, M. G., J. Oleksyn und P. Reich, 2001. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q₁₀. *Global Change Biology*, **7**, 223–230.
- Tjoelker, M. G., P. Reich und J. Oleksyn, 1999. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 767–778.

- Tognetti, R., J. Johnson, M. Michelozzi und A. Raschi, 1998. Response of foliar metabolism in mature trees of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* to long-term elevated CO₂. *Environmental And Experimental Botany*, **39**, 233–245.
- Tognetti, R., A. Rashi und M. Jones, 2000. Seasonal patterns of tissue water relations in three Mediterranean shrubs co-occurring at a natural CO₂ spring. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 1341–1351.
- Touraine, B., D. T. Clarkson und B. Muller, 1994. Regulation of nitrate uptake at the whole plant level. In J. Roy und F. Garnier (Hg.), *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction*, S. 11–30. Academic Publishing.
- Tyree, M. und P. Yanoulis, 1980. The site of water evaporation from sub-stomatal cavities, liquid path resistances and hydroactive stomatal closure. *Annals of botany*, **46**, 175–193.
- Ullrich, W., M. Larsson, C. Larsson, S. Lesch und A. Novacki, 1984. Ammonium uptake in *Lemna gibba* G-1, related membrane potential changes and inhibition of anion uptake. *Physiologia Plantarum*, **61**, 369–376.
- van Bel, A. J. E., 1996. Carbohydrate processing in the mesophyll trajectory in symplasmatic and apoplasmatic phloem loading. *Progress in Botany*, **57**, 140–167.
- van Ginkel, J. H., A. Gorissen und J. A. van Veen, 1997. Carbon and nitrogen allocation in *Lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO₂ with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant And Soil*, **188**, 299–308.
- Viil, Y., H. Ivanova, T. Parnik und E. Parsim, 2001. Measurement of the concentration of the activase centers of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in vivo. *Russian Journal of Plant Physiology*, **48**, 116–121.
- Vitousek, P. M., J. D. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger und D. G. Tilman, 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, **7**, 737–750.
- Vivin, P., F. Martin und J.-M. Guehl, 1996. Acquisition and within-plant allocation of ¹³C and ¹⁵N in CO₂ enriched *Quercus robur* plants. *Physiologia Plantarum*, **98**, 89–96.
- Vogel, C. S., P. Curtis und R. Thomas, 1997. Growth and nitrogen accretion of dinitrogen-fixing *Alnus glutinosa* (L.) GAERTN. under elevated carbon dioxide. *Plant Ecology*, **130**, 63–70.
- Vogel, C. S. und P. S. Curtis, 1995. Leaf gas exchange and nitrogen dynamics of N₂-fixing field-grown *Alnus glutinosa* under elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, **1**, 55–61.
- von Boguslawski, E., A. Vömel und B. Bretschneider-Herrmann, 1962. *Untersuchung der Pflanzen-Entwicklung unter klimatisch kontrollierten Bedingungen. Einrichtungen und Arbeitsergebnisse in Phytotronen, klimatisierten Gewächshäusern, Klimakammern und ähnlichen Anlagen.*, Kap. Das Phytotron in Rauisch-Holzhausen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- von Wiren, N., F. Lauter, O. Ninnemann, B. Gillissen, P. Walch-Liu, C. Engels, W. Jost und W. Frommer, 2000. Differential regulation of three functional ammonium transporter genes by nitrogen in root hairs and by light in leaves of tomato. *Plant Journal*, **21**, 167–175.

- Vuuren, M., D. Robinson, A. Fitter, S. Chasalow, L. Williamson und J. Raven, 1997. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide and soil water availability on root biomass, root length and N, P and K uptake in wheat. *New Phytologist*, **135**, 455–465.
- Walch-Liu, P., G. Neumann und C. Engels, 2001. Elevated atmospheric CO₂ concentration favors nitrogen partitioning into roots of tobacco plants under nitrogen deficiency by decreasing nitrogen demand of the shoot. *Journal of Plant Nutrition*, **24**, 835–854.
- Wang, M., M. Siddiqi, T. Ruth und A. Glass, 1993. Ammonium uptake by rice roots. *Plant Physiology*, **103**, 1259–1267.
- Waring, R. H., A. J. S. McDonald, S. Larsson, T. Ericsson, A. Wiren, E. Arwidsson, A. Ericsson und T. Lohammar, 1985. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia*, **66**, 157–160.
- Webber, A. N., G. Y. Nie und S. P. Long, 1994. Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. *Photosynthesis Research*, **39**, 413–425.
- Wiemken, V. und K. Ineichen, 2000. Seasonal fluctuations of the levels of soluble carbohydrates in spruce needles exposed to elevated CO₂ and nitrogen fertilization and glucose as a potential mediator of acclimation to elevated CO₂. *Journal of Plant Physiology*, **156**, 746–750.
- Will, R. E. und R. Ceulemans, 1997. Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthesis, respiration and carbohydrate status of coppice Populus hybrids. *Physiologia Plantarum*, **100**, 933–939.
- Williams, W., K. Garbutt, F. Bazzaz und P. Vitousek, 1986. The response of plants to elevated CO₂. IV. Two deciduous-forest tree communities. *Oecologia*, **69**, 454–459.
- Wong, S. C., I. R. Cowan und G. D. Farquhar, 1985. Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of CO₂ during ontogeny. *Plant physiology*, **78**, 821–825.
- Wong, S. C., P. E. Kriedemann und G. D. Farquhar, 1992. CO₂ x nitrogen interaction on seedling growth of four species of Eucalypt. *Aust. J. Bot.*, **40**, 457–472.
- Woo, K. und S. Xu, 1996. Metabolite regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase in legume root nodules. *Australian Journal of Plant Physiology*, **23**, 413–419.
- Woodward, F., 1986. Ecological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, **70**, 580–586.
- Woodward, F., 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature*, **327**, 617–618.
- Woodward, F., 1994. Plant responses to past concentrations of CO₂. *Vegetatio*, **104/105**, 145–155.
- Woodward, F. und F. Bazzaz, 1988. The response of stomatal density to CO₂ partial pressure. *Journal of Experimental Botany*, **39**, 1771–1781.
- Wulff, R. und B. Strain, 1982. Effect of CO₂ enrichment on growth and photosynthesis of *Desmodium paniculatum*. *Canadian Journal of Botany*, **60**, 1084–1091.

- Wullschleger, S. D., J. P. Lynch und G. M. Bernston, 1994. Modelling the belowground response of plants and soil biota to edaphic and climatic change: What can we expect to gain? *Plant and Soil*, **165**, 149–160.
- Wullschleger, S. D., R. J. Norby und D. L. Hendrix, 1992. Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. *Tree Physiology*, **10**, 21–31.
- Wullschleger, S. D., W. M. Post und A. W. King, 1995. On the potential for a CO₂ fertilization effect in forests: Estimates of the biotic growth factor based on 58 controlled-exposure studies. In A. Woodwell und F. T. Mackenzie (Hg.), *Biospheric feedbacks in the global climate system: will warming feed the warming?*, S. 85–107. Oxford University Press.
- Wurth, M. K. R., K. Winter und C. Körner, 1998. Leaf carbohydrate responses to CO₂ enrichment at the top of a tropical forest. *Oecologia*, **116**, 18–25.
- Xiao, X., J. Melillo, M. Kicklighter und D. McGuire, 1998. Transient climate change and net ecosystem production of the terrestrial biosphere. *Global Biogeochemical Cycles*, **12**, 345–360.
- Yelle, S., A. Gosselin und M. Trudel, 1987. Effect of atmospheric CO₂ concentration and root-zone temperature on growth, mineral nutrition and nitrate reductase activity of greenhouse tomato. *Journal of the American Society of Horticulture Science*, **10**, 36–40.
- Zak, D., K. Pregitzer, P. Curtis, C. Vogel, W. Holmes und J. Lussenhop, 2000. Atmospheric CO₂, soil-N availability, and allocation of biomass and nitrogen by *Populus tremuloides*. *Ecological Applications*, **10**, 34–46.
- Zangerl, A. und F. Bazzaz, 1984. The response of plants to elevated CO₂. II. Competitive interactions among annual plants under varying light and nutrients. *Oecologia*, **62**, 412–417.
- Zerihun, A. und H. BassiriRad, 2001. Interspecies variation in nitrogen uptake kinetic responses of temperate forest species to elevated CO₂: potential causes and consequences. *Global Change Biology*, **7**, 211–222.
- Zhang, H. und B. G. Forde, 1998. An Arabidopsis MADS-box gene controlling nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, **279**, 407–409.
- Ziegler, H., P. Sitte, F. Ehrendorfer und A. Bresinsky, 1993. *Lehrbuch der Botanik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 33. Aufl.
- Ziska, L. und J. Bunce, 1993. Inhibition of whole plant respiration by elevated CO₂ as modified by growth temperature. *Physiologia Plantarum*, **87**, 459–466.

Danksagung

Lange hat es gedauert bis die Arbeit fertig geworden ist und viele Menschen haben mich in dieser Zeit begleitet und unterstützt. Mein Dank richtet sich zunächst an Herrn Prof. Dr. Gerd Esser. Er ermöglichte diese Arbeit und stand jederzeit für Fragen und Diskussionen zur Verfügung. So konnte ich im Verlauf der Jahre viel von ihm lernen.

Darüber hinaus möchte ich mich bei den Mitarbeitern der Arbeitsgruppe und des Institutes für Pflanzenökologie bedanken. Uwe Wittenberg und Johannes Hoffstadt haben mich geduldig in die Geheimnisse des Arbeitens unter Unix-Betriebssystemen eingeweiht und sich als gute Freunde erwiesen. Johannes Hoffstadt hat mich bei der Auswertung der Gaswechselmessungen, insbesondere zur Regulation der Stomatakonduktanz, sehr unterstützt. Tim Reichenau kam später zur Arbeitsgruppe hinzu, ich danke ihm für das Interesse das er dieser Arbeit entgegen gebracht hat und für die anregenden Diskussionen. Die Analyse all der Proben aus den Experimenten wäre ohne die tatkräftige Unterstützung der technischen Angestellten Nicol Strasilla und Gerlinde Lehr gar nicht möglich gewesen. Ich danke Euch dafür und für die freundliche Atmosphäre während der Arbeit im Labor. Die Zusammenarbeit hat viel Spaß gemacht. Herrn Dr. Fricke danke ich für die Unterstützung bei meinen ersten Schritten auf dem Gebiet der Ionen-Chromatographie.

Ein herzlicher Dank gilt dem Fachbereich Agrarwissenschaften für die Bereitstellung der Klimakammern im Phytotron in Rauischholzhausen. Ich danke den dortigen Mitarbeitern für die tatkräftige, zuverlässige und einfallsreiche Unterstützung bei den Experimenten. Insbesondere möchte ich mich bei Herrn Dr. Michael Gaudchau und seiner Familie für die familiäre Aufnahme während der Experimente in Rauischholzhausen bedanken. Herrn Prof. Dr. Hans-Richard Wegener und den technischen Angestellten Elke Schneidenwind, Elke Müller und Maria Nägele danke ich für die Analyse der Stickstoff- und Kohlenstoffgehalte in den Proben.

Sehr herzlich bedanke ich mich bei Uwe Grüters für die vielen guten Diskussionen über diese Arbeit. Sibylle Janze danke ich sehr für das Korrektur-Lesen und die positiven Reaktionen auf die vielen Buchstaben und Zahlen.

Herrn Prof. Dr. Andreas Fangmeier danke ich, da er trotz starker zeitlicher Beanspruchung als Gutachter für diese Arbeit zur Verfügung steht.

Am meisten gelitten hat unter dieser Arbeit sicherlich meine Freundin Jacqueline Funke, sie mußte viel Zeit ohne mich verbringen. Ich danke Ihr sehr für Ihre Unterstützung.

Jens Kattge, am 14. Mai 2002

Diese Arbeit wurde finanziell unterstützt mit Mitteln der Kommission der Europäischen Gemeinschaft (Environment Programme V) und des Landes Hessen.